Beiträge zur Systematik der Aizoaceen.

Von

Konrad Müller

aus Goethewitz, Kreis Weißenfels.

Mit 33 Figuren im Text.

Einleitung.

In seiner Arbeit über die Diagramme der Phytolaccaceen 1) sowie in seiner Monographie dieser Familie 2) hat Walter eine Revision der nach allgemeinem Urteil 3) ursprünglichsten Centrospermenfamilie gegeben. Er hat bei dieser Gelegenheit eine Anzahl von Formen, welche vorher insbesondere durch Rohrbach 4) und Moquin 5) zu Unrecht bei den Phytolaccaceen untergebracht worden waren und welche er in seiner erstgenannten Arbeit als *Limeum*-Gruppe zusammenfaßte 6) wieder von den Phytolaccaceen ausgeschieden.

Bestimmend waren für Walter bei diesem Vorgehen sowohl blütenstandsmorphologische wie anatomische Gründe, während die diagrammatischen Verhältnisse der bezeichneten Gruppe recht gut mit den Phytolaccaceen übereinstimmten.

Walter untersucht?) die Abgrenzung der Phytolaccaceen und Aizoaceeen, speziell der Unterfamilie der Ficoideen. Er weist bereits darauf hin, daß das von Rohrbach in besonderer Weise betonte Merkmal, nämlich die Zahl der Ovula in den Karpellfächern, nicht geeignet sei, die Familien in genügender Weise zu trennen. Insbesondere weist er auf *Trianthema* Sauv.

 $_{\rm 1)}$ H. Walter, Die Diagramme der Phytolaccaceen. In Englers Botanischen Jahrbüchern, Beiblatt Nr. 85.

²⁾ Englers Pflanzenreich IV. 83.

³⁾ Pax in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 4 b (1889) p. 68.

⁴⁾ Rohrbach in Mart. Flor. Bras. fasc. 56 (1872).

⁵⁾ Moquin-Tandon in De Candolles Prodr. XIII (1849) sect. II. p. 19-24, 26-28.

⁶⁾ WALTER l. c. p. 42-49.

⁷⁾ WALTER l. c. p. 50.

hin, wo nach der Eigherschen Darstellung 1) die Zahl der Ovula pro Karpellfach bis auf 1 zurückgehen kann. Damit ist das Merkmal der Ovulaanzahl in den Karpellen als ungenügend gekennzeichnet.

Aber auch der andere Charakter der Aizoaceen, nämlich das konstante Vorkommen eines einzigen Staminalkreises 2), ist nicht geeignet, gegenüber den typisch zweikreisigen Phytolaccaceen eine Sonderung der Familie durchzuführen. Wird nämlich die Zahl der Ovula in den Karpellen nicht als für die Aizoaceen (Ficoideen) typisch mehr anerkannt, so fällt die Zusammengehörigkeit der Limeum-Gruppe mit den Phytolaccaceen, und die Aizoaceen enthalten dann gleichfalls Formen, welche im empirischen Diagramm zwei Staminalkreise aufweisen.

So haben sich aus dieser Arbeit Walters eine Anzahl von Fragestellungen ergeben, welche schon um deswillen eine nähere Untersuchung erheischten, weil Bentham und Hooker 3), Baillon 4) und andere vortreffliche Kenner des Pflanzenreiches, die Abgrenzung der Phytolaccaceen und Aizoaceen (Ficoideen) von einander in empirischer Weise, gewissermaßen ohne Berücksichtigung scharfer Charaktere und doch in durchaus zufriedenstellender Art durchgeführt haben. Ja, man wird sich dem Eindruck nicht verschließen können, daß die Einteilung Benthams und Hookers, welche allein dem systematischen Gefühl dieser Autoren entspricht, eine wesentlich glücklichere ist als die Rohrbachs und Moquins, welche die Einteilung bewußt nach Prinzipien vollzogen haben.

Wenn, wie gezeigt wurde, die Einteilungen dieser beiden Autoren nicht befriedigend sind, so muß dies an den von ihnen gewählten Einteilungsprinzipien liegen; es entstand die Aufgabe, bessere zu suchen.

Herr Prof. Dr. Mez wies mich auf diese Aufgabe hin, welche um so dankbarer erschien, als neben der zitierten Arbeit von Walter auch die Arbeiten von Lüders 5) und Franz 6) gezeigt hatten, daß die Formenkreise der Centrospermen bezüglich ihres Blütenbaues noch keineswegs in erschöpfender Weise durchgearbeitet sind, und daß sich aus der Behandlung der Diagramme der Centrospermen auch die Phylogenie der Formenkreise betreffende Resultate von Wichtigkeit ergaben. So waren auch bezüglich der inneren Gliederung der Familie der Aizoaceen bei einer erneuten Durcharbeitung ihrer feineren morphologischen Charaktere Resultate mit Sicherheit zu erwarten.

¹⁾ Eichler, Blütendiagramme II (1878) p. 120.

²⁾ Eichler l. c. p. 420; Pax l. c. p. 501, 502.

³⁾ BENTHAM-HOOKER, Genera III. 4 (4880) p. 852.

⁴⁾ Baillon, Histoire des Plantes. Tome IX. Portulacacées, p. 54-66.

⁵⁾ Lüders, Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. In Englers Botanischen Jahrbüchern Bd. XL, Beiblatt 94.

⁶⁾ Franz, Beiträge zur Kenntnis der Portulacaceen und Basellaceen. Dissertation Halle 1908.

Ich werde meine Arbeit im folgenden derart gliedern, daß ich zunächst die Diagramme der Aizoaceen darstelle, darauf die übrigen morphologischen, weiter die anatomischen Verhältnisse dieser Familie vom systematischen Gesichtspunkte aus behandeln und zum Schluß die systematischen Ergebnisse meiner Arbeit, sowohl was die Abgrenzung der Familie der Aizoaceen, als auch was ihre Einteilung betrifft, darlegen werde.

A. Spezieller Teil.

I. Die Diagramme der Aizoaceen.

1. Allgemeine Übersicht.

Die erste hier in Betracht kommende Frage bezüglich der Diagramme der Aizoaceen ist, ob dieser Familie wirklich, wie Eichler¹) will, nur ein einfacher Staminalkreis zukommt.

Eichler¹) schreibt: »Überblicken wir nun die beschriebenen Verhältnisse insgesamt, so zeigt sich, daß, trotz einer nicht unbedeutenden Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestaltung, der Bauplan der Blüten in den Aizoaceen wesentlich derselbe ist. Es sind stets drei Quirle entwickelt, die regelmäßig mit einander abwechseln; davon wird der erste zum Kelch, der dritte zu Fruchtblättern, der zweite zeigt verschiedenes Verhalten. Entweder bleibt er einfach und bildet sich dann zu Staubgefäßen aus, oder er zerfällt durch Spaltung in eine Vielzahl von Gliedern; diese können dann wiederum sämtlich zu Staubgefäßen werden, oder die äußersten bilden sich petaloid und nur die innersten staminal aus. In den beiden ersteren Fällen erhalten wir somit apetale, in letzteren korollate Blüten, aber mit einem vom gewöhnlichen Verhalten wesentlich verschiedenen Charakter der Krone«.

Diese Frage ist deswegen von besonderer Bedeutung, weil insbesondere durch Lüders²) nachgewiesen worden ist, daß der Typus der Centrospermenblüten zwei Staminalkreise aufweist. Wie eine große Menge von Caryophyllaceen mit reduziertem Diagramm scheinbar nur einen Staminalkreis, und zwar den epitepalen, besitzen, wobei durch vergleichende Untersuchungen leicht nachgewiesen werden kann, daß hier der alternitepale Staubgefäßkreis ausgefallen ist, so wird das Gleiche auch bezüglich der bekanntlich nur mit dem epitepalen Staubgefäßkreis versehenen Chenopodiaceen und Amarantaceen ausgesagt. Die alten Anschauungen A. Brauns über die Diagramme dieser Familien werden also wiederhergestellt; von

⁴⁾ EICHLER l. c. p. 123, 124.

²⁾ LÜDERS l. c. p. 9, 10.

der Eighlerschen¹) Darstellung, daß die Blüten der Chenopodiaceen und Amarantaceen hemicyklisch, im Perianth und Staubgefäßkreis nach der ²/₅-Spirale gebaut seien, sieht Lüders ab.

Ein gewisses Interesse bieten so die gleichfalls ohne allen Zweifel zu den Centrospermen gehörenden Aizoaceen gegenüber den obengenannten Formenkreisen insofern, als bei ihnen für gewöhnlich gleichfalls nur ein, und zwar der alternitepale Staminalkreis ausgebildet ist. Wir würden dementsprechend, wenn wir den Eigenenschen Anschauungen folgen, innerhalb eines nahegeschlossenen Verwandtschaftskreises zwei dem Typus nach vollkommen verschiedene Blütenbildungen beobachten können, nämlich acyklischen Bau bei den Chenopodiaceen-Amarantaceen und vielen Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm, quirlig cyklischen Bau dagegen bei den Aizoaceen und anderen Gattungen der Caryophyllaceen.

Zu Eichlers Zeiten, als es sich nur um formale Erklärungen, um das erste induktive Zusammenreimen von Blütendiagrammen handelte, trat diese Differenz nicht allzu sehr hervor, sie hatte keine prinzipielle Bedeutung. Heute dagegen, wo wir im spiraligen Blütenbau einen Hinweis auf besonders niedrige phylogenetische Stellung der damit versehenen Familien, d. h. eine Verwandtschaft mit den niedrigsten Ranales und dadurch mit den Gymnospermen sehen²), hat diese Differenz eine früher ungeahnte Bedeutung gewonnen.

Zugleich hat durch die genannten Untersuchungen, welchen sich die von Franz über die Portulacaceen mit vollkommen gleichem Resultat ausgeführten anschließen, die Frage nach dem Blütenbau der Aizoaceen noch brennender gestaltet. Die behauptete Einkreisigkeit des Andröceums der Aizoaceen würde dem Charakter der ganzen Reihe durchaus widersprechen.

Tatsächlich ist auch, selbst wenn wir von der — wie oben dargestellt — bezüglich ihrer Zugehörigkeit zur Familie noch einigermaßen strittigen *Limeum*-Gruppe Walters absehen, diese Einkreisigkeit des Andröceums bei den Aizoaceen auch keineswegs allgemein vorhanden.

2. Die Obdiplostemonie der Aizoaceenblüten.

Die Formen mit unzweifelhaft doppeltem Staminalkreis sind so häufig, daß man sich nur wundern muß, wie Eichler zu seinen oben wörtlich angeführten Anschauungen hat kommen können. Abgesehen von einem einzigen Falle, der *Tetragonia implexicoma* Hook., bei welcher 3-zählige Blüten vorliegen, und von vereinzelten Spezies in den Gattungen *Mesembrianthemum* Dill., *Tetragonia* L. und *Galenia* L. mit 4-zähligen Blüten, sind die Aizoaceen alle 5-zählig gebaut. Die Ästivation des Perianths folgt

⁴⁾ Eichler l. c. p. 77, 85.

²⁾ Vergl. Zusammenstellung der Literatur bei Fritsch im Bericht Zweiter Zusammenkunft fr. Vereinigung Stuttgart (4895) p. 22 ff.

der allgemeinen Centrospermenregel, daß das erste Perianthblatt schräg nach vorn, das zweite nach der Achse zu fällt. Die typischste Ausbildung des Diagramms zeigen in dem Formenkreis von Glinus lotoides L. reichlich vorkommende Exemplare (Fig. 4). Hier sehen wir durch alle Kreise der Blüte hindurchgehend Fünfzähligkeit und zugleich die Tatsache, welche, soweit 5-zählige Fruchtknoten in der Familie überhaupt vorhanden sind, durchgehend nachgewiesen werden kann, daß Obdiplostemonie vorhanden ist. Nicht nur in der über die Tepalen fallenden Lage der Karpellblätter, welche natürlich das wichtigste Merkmal der Obdiplostemonie ist, äußert sich dies Verhalten, sondern auch darin, daß der äußere Staminalkreis weiter nach innen steht als der morphologisch innere.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle diejenigen Formen, bei welchen ferner noch 5-zähliges Gynöceum mit deutlicher Obdiplostemonie gefunden worden ist, zu nennen, wobei ich von später zu erörternden Unterschieden ihrer Diagramme zunächst absehe. Es sind dies Hypertelis verrucosa Fenzl und H. acida (Hook.) K. Müller 1), Sesuvium Portulacastrum L. (Ausnahmefall, meist kommen nur drei Karpelle vor), Orygia decumbens Forsk., Aixoon sarmentosum L., A. glinoides L., A. paniculatum L., A. lanceolatum Murr., A. virgatum Welw., A. canariense L., A. galenioides Fenzl, A. mossamedense Welw., A. rigidum L., A. hispanicum L., Mesembrianthemum aureum L., M. blandum Haw., M. congestum Salm-Dyk, M. crystallinum L., M. Ecklonis Haw., M. nodiflorum L., M. mutabile Haw., M. splendens L. u. a., Tetragonia expansa Thunb., Gisekia pentadecandra E. Mey., G. pharnaceoides L., G. rubella Hochst., Psammotropha myriantha Sond. und Galenia spathulata Fenzl (Fig. 16). Auch bei 4-zähligen Blüten läßt sich bei Isomerie der Karpelle Obdiplostemonie durch die Stellung der Fruchtblätter über den Tepalen konstatieren. Ich fand sie hier bei: Aixoon zygophylloides F. Muell., Galenia herniariifolia Walp. (Fig. 17), G. humifusa Fenzl (4-Zähligkeit der Blüten bei Galenia Ausnahmefall), Mesembrianthemum cordifolium L. und Tetragonia expansa Thunb. (zum Teil).

Es stellt sich also heraus, daß die für viele Caryophyllaceen lang bekannte²), für die Phytolaccaceen von Walter³) zuerst nachgewiesene Obdiplostemonie in der Gruppe der Centrospermen sehr weit verbreitet ist.

¹⁾ Die der Insel St. Helena eigentümliche Spezies wurde von Hooker (Pharnaceum acidum Hook, f. in Hook, Ic. Pl. I. 1035. — Insel S. Helena) zur Gattung Pharnaceum L. gezogen. Sie unterscheidet sich von dieser durch die gleich unten als typisches Merkmal der Gattung Hypertelis E. Mey. anzuführenden Andröcealverhältnisse, sowie durch den zweifellos fehlenden Diskus. Durch Ausscheidung der Spezies aus der Gattung Pharnaceum L. wird sowohl diese wie die Gattung Hypertelis E. Mey. durchaus homogen.

²⁾ Pax l. c. p. 63.

³⁾ WALTER l. c. p. 20.

Ja, wir dürfen in Anbetracht der Tatsache, daß hei den Aizoaceen ohne alle Ausnahmen sämtliche im Gynöcealkreis isomer gebauten Blüten obdiplostemonen Bau aufweisen, dies Verhalten als für die Familie der Aizoaceen typisch ansehen. Dabei ist zu bemerken, daß nur in sehr wenigen Fällen, nämlich insbesondere bei Glinus lotoides die Obdiplostemonie in wirklich typischer Weise nachgewiesen werden kann, weil hier mit Isomerie der Karpelle die Zehnzahl der Stamina häufig verbunden ist. Auch Variationen im Diagramm dieser Spezies werde ich unten einzufügen haben. Sind aber 40 Staubgefäße und 5 Karpelle vorhanden, so stehen die Karpelle über den theoretisch als zweiter Staminalkreis anzusehenden epitepalen Stamina und deshalb über den Tepalen. Wir haben es hier also mit Obdiplostemonie von apetalen Blüten zu tun.

Mit diesem Befund deckt sich aufs schönste, was Walter 1) bezüglich der wenigen Phytolaccaceen, bei denen sich durch seriale Spaltung der äußere Staminalkreis in Blumenblätter und Staubgefäße differenziert hat, festgestellt hat. Völlig das Gleiche gilt auch bezüglich der Caryophyllaceen, die Lüders 2) untersucht hat.

Von Obdiplostemonie müssen wir selbstverständlich auch bei den von Walter untersuchten, seiner Limeum-Gruppe zugerechneten Gattungen Psammotropha und Gisekia sprechen, weil nach seinen Ausführungen, denen ich vollinhaltlich beitrete, bei diesen Gattungen der zweite Staminalkreis ergänzt werden muß.

Die volle Berechtigung dieser Anschauung kann bei dem großen Formenkreis von *Glinus lotoides* mit ihrem außerordentlich wechselnden und doch im Typus absolut übereinstimmenden Diagramm nachgewiesen werden.

Das normale Diagramm dieser Spezies habe ich in Fig. 4 gezeichnet: 5 Tepala, 40 Stamina und 5 Karpelle in obdiplostemoner Stellung. Die Staubgefäßzahl bei dieser Spezies schwankt nach meinen Aufnahmen von 5-20.

Ich habe mich bemüht, die Spezies Glinus lotoides zu zerspalten und dadurch morphologisch und diagrammatisch homogene Formenkreise zu erhalten, bin aber gescheitert. Sollte dies später einmal möglich sein, so bleibt doch unter allen Umständen die Tatsache bestehen, daß die jetzt unter dem Namen Glinus lotoides zusammengefaßten Formenkreise jedenfalls sehr nahe verwandt sind und dementsprechend diagrammatisch mit vollem Recht verglichen werden können.

Das Gynöceum von *Glinus lotoides* kommt in ungefähr gleich vielen Fällen 3- und 5-zählig vor. Der Wechsel in der Staminalzahl wird durch Dédoublement und Abort bewirkt, wobei die höchste von mir konstatierte

¹⁾ WALTER l. c. p. 8, 52.

²⁾ LÜDERS l. c. p. 45.

Zahl, nämlich 20 Stamina, dadurch zustande kommt, daß die Staubgefäße beider Kreise je in 2 Glieder dédoublieren (Fig. 2). Der normale Fall von 45 Staubgefäßen (um nur bei der Überzahl der Stamina leicht übersehbare Fälle anzuführen) entsteht in der Weise, daß die epitepalen Stamina am Dédoublement nicht teilnehmen (Fig. 3); Minderzahl (Staubgefäßzahl unter 40) tritt stets in der Weise auf, daß epitepale Staubgefäße ausfallen. Ein Beispiel dieser Art bietet meine Fig. 4, wo nur 6 Staubgefäße vorhanden sind.

So kann es keinem Zweifel unterliegen, daß auch in meiner von Glinus lotoides genommenen Fig. 5, wo nur 5 Stamina vorhanden sind, der ganze epitepale Kreis ergänzt werden muß. Dementsprechend ist auch

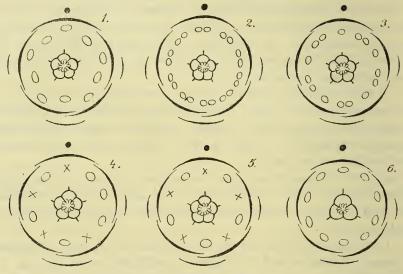


Fig. 4-6. Glinus lotoides L.

dies letztgezeichnete Diagramm, in welchem 3 in normaler Alternanz stehende Floralquirle vorliegen, nur scheinbar einfach. Es ist als reduziert obdiplostemon zu betrachten.

Klarer Weise gilt vollkommen das Gleiche von den identischen Diagrammen von Psammotropha myriantha Sond., Gisekia pharnaceoides L., G. rubella Hochst. und Aixoon hispanicum L. (Ausnahmefall), welche sich mit unserer Fig. 5 decken, nur daß bei den Formen von Psammotropha Eckl. et Zeyh. und Gisekia L. statt der vielen Ovula je 1 Ovulum pro Karpellfach zu zeichnen wäre. Überall haben wir hier den zweiten epitepalen Staminalkreis zu ergänzen.

Bei diesen Erwägungen fällt auf, daß wir bezüglich der Fragen, welche sich auf diplostemonen und obdiplostemonen Bau der Blüten beziehen, von allem Diagrammschematismus absehen müssen. Ich werde unten zu zeigen haben, daß dédoublierte Organe in unserer Familie im allgemeinen, was die Stellung der Karpelle betrifft, als Einzelorgane zu betrachten sind. Insbesondere wird in dieser Beziehung die Gattung Aisoon die schönsten Beispiele liefern.

Was aber bei den Aizoaceen bezüglich des Anschlusses der Karpellkreise an die Stamina gilt, darf nicht in gleicher Weise für ausgefallene Organe angenommen werden. Während man lange Zeit bemüht war, bei allen die Obdiplostemonie betreffenden Fragen nachträgliche Verschiebungen zu konstruieren und aus ihnen die Stellung der Karpelle abzuleiten 1, haben neuerdings Engler 2) und Walter 3) darauf hingewiesen, daß die Anschlußtheorien, welche insbesondere durch Schwendener entwickelt worden sind, wenigstens für die Aufeinanderfolge der innersten Blütenkreise von fundamentaler Bedeutung sind. Ich kenne bei den Aizoaceen nur sehr wenige Fälle, in welchen, wie dies nach Walter4) bei der Gattung Phytolacca Tourn, der Fall ist, die Stellung der Karpelle, ja noch mehr die Zahl derselben, direkt durch die Zahl der Dédoublementsglieder vorhergehender Blütenkreise bestimmt wird. In diese Rubrik möchte ich Mesembrianthemum adscendens Haw., M. digitiforme Thunb., M. difforme Haw., M. linguiforme L., M. pyropeum Haw., M. longum Haw., M. umbellatum L., M. uncatum Salm-Dyk, M. pustulatum Haw., die von mir genau untersuchten Arten der Gattung, einreihen, wo große Überzahl der Karpelle vorliegt. Mit besonderem Nachdruck aber weise ich darauf hin, daß in den dem Grundplan nach obdiplostemonen Blüten der Aizoaceen der mit Sicherheit zu ergänzende epitepale Staminalkreis nirgends mehr auf die Stellung der Karpelle (nur wenn diese in Isomerie vorhanden sind, kann diese Frage untersucht werden) von Einfluß ist.

Wo immer übrigens (s. Glinus lotoides) bei Zehnzahl der Stamina und 5 Karpellen Obdiplostemonie zu konstatieren ist, tritt diese auch darin in Erscheinung, daß die epitepalen Staubgefäße etwas weiter nach außen stehen als die alternitepalen. Zu irgend welchen Theorien, ob hier Tepala und epitepale Staubgefäße genetisch irgend etwas näheres mit einander zu tun haben, wie dies von Walter bund Lüders bund Erpala und epitepalen Staubgefäße der Phytolaccaceen und Caryophyllaceen nachgewiesen worden ist, ist selbstverständlich hier kein Anlaß vorhanden. Solche Fragen können nur aufgeworfen und in der bei den genannten Autoren zu findenden Weise entschieden werden, wenn eine Vermehrung der Blüten-

⁴⁾ Eichler l. c. I. p. 44; Hofmeister, Allgem. Morphol. p. 474.

²⁾ Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, 5. Auflage, 1907, p. XIV, XV.

³⁾ WALTER l. c. p. 45.

⁴⁾ WALTER l. c. p. 16.

⁵⁾ WALTER l. c. p. 46-54.

⁶⁾ Lüders l. c. p. 11.

kreise durch Dédoublement nach dem Untersuchungsbefund angenommen oder bewiesen werden kann. Derartige Vermehrungen kommen aber bei Aizoaceen nicht vor.

Wir konstatieren hier die Tatsache, daß Obdiplostemonie bei den Aizoaceen dem Grundplan nach überall vorhanden ist, bei den Phytolaccaceen selten, bei den Caryophyllaceen häufig vorkommt.

Da mir daran liegen muß, zunächst dafür den Beweis vollständig zu erbringen, daß die Aizoaceen auch außer der oben behandelten *Glinus lotoides* ebenso wie alle übrigen Centrospermen dem Grundplane nach mit 2 Staubgefäßkreisen versehen sind, will ich zunächst diejenigen Formen behandeln, bei welchen epitepale Staubgefäße in irgend einer Form aufgefunden werden können. Dem ganzen Wesen der Frage nach ist in dieser Beziehung Sicherheit natürlich nur bei relativ einfachem Blütenbau, d. h. bei solchen Formen zu gewinnen, wo die Verhältnisse nicht durch allzu reichlich aufgetretenes Dédoublement unklar geworden sind.

3. Blüten mit epitepalem Staubgefäßkreis.

Zehn Staubgefäße bei 5-zähligem Gynöceum, und zwar deutlich in 2 Reihen angeordnet, kommen — wie schon gesagt — in klarer Ausbildung nur bei *Glinus lotoides* vor. Die gleiche Zahl von Staubgefäßen

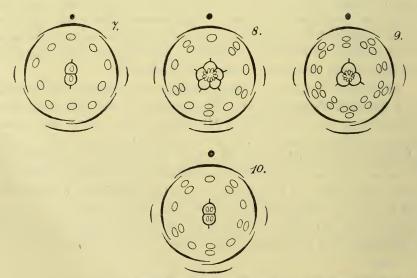


Fig. 7. Acrosanthes humifusa Sond. Fig. 8. Hypertelis acida (Hook.) K. Müller. Fig. 9. Hypertelis spergulacea E. Mey. Fig. 40. Trianthema decandra L.

in gleicher Anordnung bei 3-zähligem Gynöceum tritt entgegen gleichfalls bei Glinus lotoides (Fig. 6), sowie bei Mollugo decandra. Die gleiche dia-

grammatische Anordnung bei 2-zähligem Gynöceum wurde gefunden bei Acrosanthes humifusa Sond. und A. decandra Fenzl (Fig. 7).

Nicht weniger beweisend als diese einfachsten Fälle sind diejenigen, bei welchen durch geringe Vermehrung des äußeren Staminalkreises dieser zahlenmäßig noch nicht allzusehr überhand genommen hat. Insbesondere die Gattung Hypertelis E. Mey. bietet hier schöne Beispiele für den Beweis, daß die Aizoaceen ihrem Grundplan nach 2 Staminalkreise besitzen. Bei Hypertelis verrucosa Fenzl. und H. acida (Hook.) K. Müller (Fig. 8) ergaben meine Aufnahmen, daß die Staubgefäße des alternitepalen Kreises regelmäßig serial in 2 Glieder dédoubliert waren, während die epitepalen Staubgefäße normal erhalten waren. H. spergulacea E. Mey. (Fig. 9) zeigt etwas kompliziertere Verhältnisse insofern, als hier die epitepalen Staubgefäße gleichfalls in Dédoublement eingetreten sind. Doch ist diese Art immer noch ein Beweis für die bezüglich der zweifellosen Aizoaceen ganz unverbrüchliche Regel, daß unter allen Umständen die alternitepalen Staubgefäße gegenüber den epitepalen gefördert werden. Findet in unserer Familie eine Staminalvermehrung statt, so nimmt daran in allererster Linie der äußere Staminalkreis teil (s. Fig. 10 Trianthemum decandra L.); findet Abort statt, so bezieht sich dieser in allererster Linie auf die Glieder des inneren Kreises. Dies geht, wie bekannt ist und weiter unten zu schildern sein wird, bei Aizoon L., Mesembrianthemum L. usw. so weit, daß die hier vorhandene übergroße Anzahl von Staubgefäßen allein als Dédoublementsergebnisse der alternitepalen Anlagen anzusehen sind, während der epitepale Staubblattkreis fast ohne Ausnahme vollkommen abortiert ist.

Ausnahmen von dieser Regel finden sich allein in den sehr ursprünglichen, den Phytolaccaceen nahestehenden Gattungen Limeum L. und Semonvillea Gay. Das Diagramm von Limeum Meyeri Fenzl und Semonvillea fenestrata Fenzl, welches ich nach Walter¹) in Fig. 11 reproduziere, zeigt, daß hier nur der innere Staminalkreis zur Entwicklung gelangt ist. Daß auch sonst bei Limeum L. schwache Entwicklung der äußeren Staminalkreise, selbst wenn sie vorhanden sind, vorkommt, zeigt das von Walter²) aufgenommene Diagramm von Limeum africanum L. (Fig. 12), wo die äußeren Stamina zum Teil staminodial verbildet sind.

Dagegen möchte ich Limeum glaberrimum Thunb. und die übrigen Arten von Semonvillea Gay, auf welche das von Walter³) (s. Fig. 45) aufgenommene Diagramm paßt, nicht für Beispiele schwacher Entwicklung des äußeren Staminalkreises ausgeben, da hier eine Funktionsänderung dieses Kreises insofern vorliegt, als seine Glieder zu stark entwickelten Petalen umgewandelt sind.

⁴⁾ WALTER I. c. p. 44, Fig. 91.

²⁾ WALTER l. c. p. 44, Fig. 78.

³⁾ WALTER l. c. p. 44, Fig. 80.

Ähnlich erscheinen die Verhältnisse, welche bei *Macarthuria australis* Hueg. (Fig. 44) gefunden werden.

Über diese Gattung, bezw. über die diagrammatische Konstitution ihrer Blüten bin ich mir nicht völlig ins klare gekommen. Ich habe bei Macarthuria australis Hueg. stets 5 große Kelchblätter, 5 wohlentwickelte, wenn auch nicht große Blumenblätter, ausnahmslos 8 Staubgefäße und ein 3-zähliges Gynöceum gefunden. Die Staubgefäße stehen unzweifelhaft in einem Kreise. Nur selten begegnet man der Tatsache, daß eines der Stamina kleiner ist, allermeist sind sie gleich groß und stets, was die Hauptsache ist, vollkommen gleich weit von einander entfernt. Mit ihrer Basis sind sie ziemlich hoch verwachsen. Auch bei Macarthuria apetala Harv.

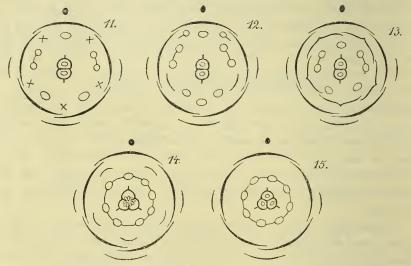


Fig. 44. Limeum Meyeri Fenzl. Fig. 42. Limeum africanum L. Fig. 43. Limeum glaberrimum Thunb. Fig. 44. Macarthuria australis Hueg. Fig. 45. Macarthuria apetala Harv.

ist die Achtzahl der vollkommen gleich angeordneten Staubgefäße vorhanden, nur fehlen bei dieser Spezies die Blumenblätter vollständig (s. Fig. 45).

Daß die Achtzahl der Stamina bei dieser Gattung nicht die unverbrüchliche Regel darstellt, zeigt die Abbildung von Pax¹), wo 10 Staubgefäße abgebildet sind. Da Pax diesen Befund bei der 5 Blumenblätter führenden *Macarthuria australis* Hueg. gemacht hat, und da seine Aufnahme bezw. die Anordnung der von ihm gezeichneten Staubgefäße aufs vollkommenste mit meinen Befunden an 8-zähligen Andröceen übereinstimmt, halte ich es nicht für möglich, die von Pax gezeichneten 10 Staub-

⁴⁾ Pax l. c. p. 39, F.

gefäße anders zu verteilen, als dies bei meinen 8 der Fall ist: sie müssen dem zweiten Staminalkreis angehören, während der erste bei *Macarthuria* australis Hueg. staminodial verbildet ist.

Entsprechend den soeben für Limeum L. geschilderten Verhältnissen müßte dann — ein Fall, welcher sonst nirgends in der ganzen Familie der Aizoaceen noch einmal vorliegt — bei Macarthuria apetala Harv. der erste Staminalkreis vollkommen abortiert sein. Die Überzahl im zweiten Staminalkreis in der Weise zu erklären, daß ich angeben könnte, welche Staubgefäße in Dédoublement eingetreten und welche nicht, bin ich leider nicht imstande, weil mir nicht genügend Material der Pflanze vorlag. Doch macht angesichts der Tatsache, daß Dédoublement innerhalb unserer Familie, wie überhaupt bei den ganzen Centrospermen, überaus häufig ist, die Annahme, daß überhaupt Dédoublement im zweiten Staminalkreis vorliegt, keinerlei Schwierigkeit.

Es wird unten gezeigt werden, daß gerade Macarthuria Hueg. einen Formenkreis darstellt, welcher nur gewissermaßen konventionellerweise bei den Aizoaceen gelassen wird, welcher aber ebenso gut als Verbindungsglied der Aizoaceen mit den Phytolaccaceen angesehen werden kann. Insbesondere ein anatomisches Merkmal, nämlich der Besitz von Markstrahlen, charakterisiert Macarthuria gegenüber den meisten Aizoaceen; dazu kommt die Ausbildung eines Arillus, welcher demjenigen vieler Phytolaccaceen gleichgestaltet ist. Ich verkenne nicht, daß gewisse Schwierigkeiten vorhanden sind, die Gattung Macarthuria Hueg. mit der als besonderer Unterfamilie der Phytolaccaceen betrachteten Gattung Stegnosperma Benth. zusammenzubringen. Mit Stegnosperma Benth, hat Macarthuria australis Hueg. vor allem den Besitz der Korolle gemeinsam. Doch wird dieses Organ von Walter 1), ob mit Recht sei dahingestellt, als Anhangsgebilde der alternitepalen Staubgefäße angesehen. Die ganze Plastik der Blüte der Gattungen Stegnosperma Benth. und Macarthuria Hueg. ist außerordentlich nahe übereinstimmend. Insbesondere der sowohl unter den Phytolaccaceen wie unter den Aizoaceen höchst auffallende becherförmige Staminalring ist bei den beiden Gattungen vorhanden. Im Gegensatz zu den typisch Raphiden und Styloiden von Kalkoxalat führenden Phytolaccaceen ist dieses Salz bei Stegnosperma Benth. (und selbstverständlich auch bei Macarthuria Hueg. wie bei den Aizoaceen) in Drusenform ausgebildet. Dies alles sind Gründe, welche zeigen, daß Stegnosperma Benth. und Macarthuria Hueg. einander systematisch wohl genähert werden dürfen. Der Unterschied zwischen beiden besteht wesentlich darin, daß die Inflorescenz bei Stegnosperma unbegrenzt, bei Macarthuria Hueg. begrenzt ist, sowie in der Richtung der Mikropyle: Stegnosperma Benth. hat eine untere innere2), Macarthuria

⁴⁾ WALTER l. c. p. 51, 52.

²⁾ WALTER l. c. p. 52.

Hueg. dagegen eine untere äußere Mikropyle. Ich will hier nicht behaupten, daß irgend welche nächste Verwandtschaft zwischen Stegnosperma Benth. und Macarthuria Hueg. besteht, doch ist es zweifellos, daß beide Glieder eines Stammes und unter sich ebenso nahe verwandt sind, wie Stegnosperma Benth. mit den Phytolaccaceen, Macarthuria Hueg. mit den Aizoaceen. Solange das Merkmal des begrenzten Blütenstandes als das für die Aizoaceen typische angesehen wird — und ich kenne kein anderes, welches die Familien der Aizoaceen und Phytolaccaceen zu trennen erlaubt —, wird Macarthuria Hueg. allerdings im Anhang bei den Aizoaceen, Stegnosperma Benth. in gleicher Anordnung bei den Phytolaccaceen bleiben müssen.

Abgesehen von diesen Formenkreisen nun, d. h. von *Macarthuria* Hueg., *Limeum* L. und *Semonvillea* Gay, finden wir, wie schon oben bemerkt, bei allen Aizoaceen als unverbrüchliche Regel, daß überall die alternitepalen Staubgefäße gefördert, die epitepalen dagegen gemindert sind oder auch ganz fehlen.

Ich brauche hier nur auf meine Aufnahmen von Galenia spathulata Fenzl (Fig. 46), Gal. herniariifolia Walp. (Fig. 47), Gal. secunda Sond. (Fig. 48), Gal. crystallina Fenzl. (Fig. 49) und Gal. humifusa Fenzl (Fig. 20) hinzuweisen, die den klarsten Beweis für diese Tatsachen liefern. Gleichzeitig ergeben die Figuren, daß zwar in der Gattung Galenia L. die Anzahl der Tepalen, der Staubgefäße und der Karpellfächer bedeutend variiert — habe ich doch an ein und derselben Pflanze der Spezies Gal. humifusa Fenzl sowohl 5 Tepala zusammen mit 3 Karpellen und 8, 9 oder 40 Staubgefäßen, als auch 5 Tepala mit 4 Karpellen und 9 oder 10 Staubgefäßen gefunden —, daß aber regelmäßig nur 4 Ovulum im Karpellfach vorhanden ist. Mit Hilfe dieses Merkmales läßt sich die Gattung Galenia L. mit Leichtigkeit von der Gattung Aixoon L. trennen, wo sehr viele Ovula in jedem Karpellfach gleichfalls eine Regel ohne Ausnahme bilden.

Es ist beachtenswert, daß bei der relativ sehr niedrig stehenden Familie der Phytolaccaceen die Formenkreise sich derart verteilen, daß bei den Phytolaccoideae im allgemeinen die Minderung den äußeren Staminalkreis, bei den Rivineae dagegen, wenn hier Reduktionen vorliegen, die Minderung häufig den inneren Staminalkreis betreffen 1). Im allgemeinen kann man dementsprechend bei den Phytolaccaceen keine in der Familie durchgängige Regel aufstellen und auch weitere Entwicklungsreihen scheinen sich nicht an die verschiedenen Gruppen anzuschließen. Anders steht es, wie Lüders 2) nachgewiesen hat, bei den ursprünglichen Caryophyllaceen. Hier hat zwar auch bei einigen Formen der äußere Staminalkreis die Tendenz, zu verschwinden, und bei anderen der innere; an die ersteren aber schließen sich

⁴⁾ Walter l. c. p. 22-28.

²⁾ Lüders l. c. p. 9, 42.

die Formenreihen der Amaranthaceen und Chenopodiaceen an, an die letzteren diejenigen der höheren Caryophyllaceen. Somit stellt die Familie der Aizoaceen einen bemerkenswerten Gegensatz zu ihren nächstverwandten Familien durch ihre relativ große Einheitlichkeit dar.

Von Gattungen, welche noch zur Erhärtung der Tatsache herangezogen werden können, daß die Aizoaceen dem Grundplan nach 2 Staminalkreise besitzen, sei endlich noch die Gattung *Trianthema* Sauv. erwähnt, bei welchen *Trianthema decandra* L. selten mit 40, meist mit 45 Staubgefäßen vorkommt (Fig. 40); auch hier betrifft das Dédoublement die Stamina des äußeren Kreises, welche nicht genau serial, sondern etwas schräg bei ein-

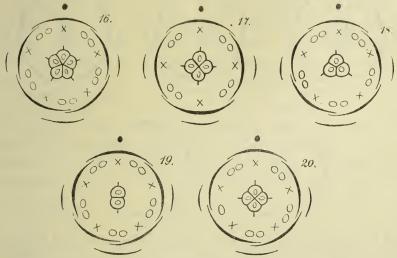


Fig. 46—20. Diagramme der Gattung Galenia L. — Fig. 46. Galenia spathulata Fenzl.
 Fig. 47. Galenia herniariaefolia Walp. Fig. 48. Galenia secunda Fenzl. Fig. 49.
 Galenia crystallina. Fig. 20. Galenia humifusa Fenzl.

ander stehen. Von Hypertelis verrucosa Fenzl und H. acida (Hook) K. Müller unterscheidet sich dieser Blütenbau wesentlich nur durch die Zweizahl der Karpelle.

4. Blüten ohne epitepalen Staubgefäßkreis.

Bereits oben (Fig. 4, 5, 44 und 42) wurde im Diagramm gezeigt, daß vom zweiten Staminalkreis in unserer Familie da und dort einzelne Glieder ausfallen. Ich wende mich nun zur Betrachtung derjenigen Aizoaceendiagramme — und dies sind weitaus die häufigsten —, bei welchen der epitepale Staminalkreis vollkommen fehlt.

Als Beispiele für derartige durch alle Kreise 5-zählige Blüten nenne ich noch *Psammotropha myriantha* Sond. (Fig. 21), sowie mehrere *Gisekia*-Arten. Das gleiche Diagramm tritt uns auch im Formenkreis von *Glinus lotoides* L.

(vgl. Fig. 5) entgegen, nur daß sich bei letzterer statt des einen Ovulums stets mehrere in jedem Karpellfach finden. Von ihnen unterscheiden sich durch Dreizähligkeit des Karpells sämtliche von mir untersuchte Pharnaceum-Arten, Glinus Mollugo Fenzl, Galenia Mexiana K. Müller 1) (bei welcher, s. Fig. 22, auch 4-zähliger Fruchtknoten vorkommt) und Coelanthum E. Mey.

Die gleichen Verhältnisse mit 2-zähligem Gynöceum fand ich bei einer wohl zu Mollugo nudicaulis Lam. zu ziehenden Neu-Kaledonischen Form²), sowie bei Trianthema pentandra L. (Fig. 23), Trianthema crystallina Vahl.,

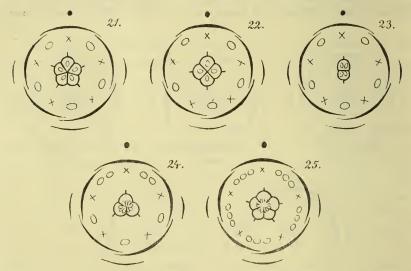


Fig. 21. Psammotropha myriantha Sond. Fig. 22. Galenia Mexiana K. Müller. Fig. 23. Trianthema pentandra L. Fig. 24. Glinus lotoides. Fig. 25. Sesuvium Portulacastrum L.

Acronsanthes humifusa Sond. (als Ausnahmefall), Sesuvium pentandrum Ell., Mollugo Cerviana Ser., Mollugo racemosa Lam. u. a.

a) Blüten mit mehr als 5 Staubgefäßen.

Eine Vermehrung der Diagrammkonstituenten durch Dédoublement von Gliedern des äußern unter vollständigem Abort des inneren Staminalkreises

¹⁾ Galenia Mexiana K. Müller n. sp.; suffrutex humillimus, prostratus, squarrosissimus, e radice centrali perlonga crassa proveniens, ramulis multiramosis prostratis, teretibus, sub lente papilloso-micantibus, ceterum glabris. Folia opposita vel in inflorescentiarum regionibus alterna, mox decidua, spathulata, subsessilia, carnosula, apice obtusa, utrimque papilloso-leprosa, vix ultra 9 mm longa et 4,5 mm lata, glaucoviridia. Flores in bractearum axillis inferiores ternati, superiores geminati, summi singuli, in cincinnos unilaterales foliosos ordinati, 1,5-2 mm longi, virentes. Tepala 5, sublingulata, subglabra, fere basin usque libera apice anguste rotundata, fere membranacea. Stamina (id quod in genere hic tantum provenit) constanter 5. Carpella 3 vel 4. — Deutsch-Südwestafrika, Namaland bei Steinkopf (Schlechter s. n.).

²⁾ Mollugo nudicaulis Lam. Neu-Kaledonien. Thio IX. 84, leg. A. Grunow.

Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern. Nr. 97.

tritt nun ganz außerordentlich häufig in der Familie der Aizoaceen auf. Gute Beispiele hierfür bietet der große Formenkreis von Mollugo verticillata L., wo — wie wir sehen werden — auch Verminderung des äußeren Staminalkreises häufig beobachtet wurde.

Als Beispiel für die Vermehrung will ich hier ein Diagramm aus dem Formenkreis Glinus lotoides (Fig. 24) einfügen, welches deutlich zeigt, wie an Stelle zweier Staubgefäße je eine 2-zählige Gruppe getreten ist. Die geringe Zahl der hier vorhandenen Stamina läßt die Verhältnisse mit vollkommener Sicherheit übersehen.

Ferner bieten klare Beispiele für diese Vermehrung Formen, welche zu Sesurium Portulacastrum L. gehören. Bereits oben wurde die ursprünglichste Art dieser Gattung, nämlich Sesuvium pentandrum L. abgehandelt. Von ihr unterscheiden sich sämtliche von mir untersuchten Arten der Gattung durch größere Staminalzahl. Bei Sesuvium congense Welw., Ses. Edmonstonei Hook. und Ses. dyginum Welw. kann wegen der großen Anzahl der hier vorhandenen Staubgefäße nichts genauercs über ihre Stellung ausgesagt werden. Bei Sesuvium Portulacastrum L. dagegen, welche bis zu 10 Staubgefäßen herunter variiert, war es möglich, zu konstatieren, daß diese wechselnden Zahlen durch wechselndes Dédoublement der alternitepalen Staubgefäße zustande kommen und die epitepalen vollständig abortiert sind. Ich füge als Beleg für ein regelmäßiges Dreierdédoublement der Stamina (45 Staubgefäße) die von Sesuvium Portulacastrum L. genommene Fig. 25 ein, wobei ich besonders bemerke, daß das Karpell nach Eichlers Angaben 1) 5-zählig eingezeichnet wurde, während ich selbst es stets nur 3-zählig fand. Am klarsten sind aber die Andröcealverhältnisse bei der Gattung Aixoon L. ausgesprochen zu finden. Obgleich das in Fig. 26 gezeichnete, von Aixoon hispanicum L. genommene Diagramm vollständig mit dem in Fig. 5 reproduzierten übereinstimmt, füge ich es hier doch ein, um dadurch die Reihe, welche die Gattung Aizoon L. bietet, vollständig darzustellen. Aixoon hispanicum L. ist in der Staminalzahl außerordentlich variabel. Die in Fig. 26 dargestellte Fünfzahl ist eine Ausnahme, viel häufiger schon sind Diagramme, welche Fig. 27 (10 Staubgefäße) und Fig. 28 (16 Staubgefäße) darstellen. Das gleiche Zweierdédoublement und auch höhere Zahlen kommen ferner bei Aizoon canariense L. und Aizoon galenioides Fenzl, wo ich 5-zähligen Staminalkreis niemals fand, als Regel zur Ausbildung. Es wäre zwecklos, hier Diagramme dieser Spezies einfügen zu wollen. Noch höhere Zahlen der Stamina bieten Aixoon paniculatum L., A. lanceolatum Murr., A. sarmentosum L., A. rigidum L. und A. virgatum Welw. (Fig. 29). Auch hier konnte, trotz der großen Zahl der vorhandenen Stamina, wenigstens in jungen Blüten, die Anordnung von Bündeln in alternitepaler Stellung nachgewiesen werden.

⁴⁾ Eichler l. c. p. 449, Fig. 43 B.

Dies ist dagegen nicht mehr möglich bei Aixoon mossamedense Welw. und A. xygophylloides F. Muell. Hier stehen die Staubgefäße in übergroßer Zahl und im dichten Kranz zwischen Tepalen und Gynöceum. Ich füge in Fig. 30 ein Diagramm von Aixoon xygophylloides F. Muell. ein, weil dasselbe neben der übergroßen Zahl scheinbar regellos angeordneter Staubgefäße eine Vierzähligkeit des Perianths und ein klares Darüberfallen des 4-zähligen Gynöceums zeigt.

Mit der Besprechung der Gattung Aizoon L. sind wir zu den Verhältnissen gekommen, wie sie bei den Gattungen Mesembrianthemum Dill. und Orygia Forsk. herrschen. Bei beiden Gattungen ist innerhalb eines wohl ausgebildeten Kelchkreises zunächst ein Petalenkranz vorhanden und auf diesen folgt eine übergroße Anzahl von Staubgefäßen.

Hier in die Anordnung der Glieder vergleichend morphologisch irgendwelche Ordnung bringen zu wollen, wäre vergeblich, doch gibt die wohlbekannte Entwicklungsgeschichte der Mesembrianthemum-Blüten (Orygia Forsk. ist in diesem Sinne noch nicht untersucht) uns den Beweis in die Hand, daß sich Mesembrianthemum Dill. und Orygia Forsk. nicht anders verhalten, als die Überzahl der oben aufgeführten Aizoaceen. Ich brauche hier nur darauf hinzuweisen, daß es zuerst von Payer 1) festgestellt, nachher von Hagen 2) und Eichler 3) bestätigt wurde, daß bei Mesembrianthemum Dill. die große Menge der zwischen Tepalen und Gynöceum stehenden Diagrammkonstituenten durch Differenzierung von 5 bzw. 4 alternitepalen Höckern entstehen, wobei die äußeren Glieder (Fig. 31) dieser dédoublierten Staminalgruppen sich zu petaloiden Gebilden auswachsen, die inneren dagegen vollständige Stamina darstellen und vielfach an der Grenze dieser Organe Übergangsgebilde sichtbar werden.

b) Blüten mit weniger als 5 Staubgefäßen.

Minderung der Staminalglieder unter 5 bzw. bei *Polpoda* Presl. mit 4-zähligen Blüten unter 4 tritt in der Familie nur außerordentlich selten entgegen.

Sie kommt in der Weise zustande, daß Abort einzelner Glieder der äußeren Staminalkreise eintritt. Und zwar scheinen es besonders die beiden schräg nach vorn stehenden Staubgefäße zu sein, welche dem Abort am leichtesten unterliegen. Ich habe dies Verhalten als Variante bei sehr vielen Formen von *Mollugo vertieillata* L. (Fig. 32) (mit 3-zähligem Gynöceum), sowie bei *Cypselea* Turp. (Fig. 33) (mit 3-zähligem Gynöceum) gefunden.

⁴⁾ PAYER, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte p. 357, 359. Atlas Pl. 80.

²⁾ Hagen, Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie der Mesembryanthemeen. Dissert. Bonn 4873, p. 46.

³⁾ Eichler l. c. p. 122, Fig. 45 B.

Nach Bentham und Hooker⁴, welchen sich Pax²) anschließt, soll bei Cypselea humifusa Turp. die Staminalzahl noch weiter, nämlich bis auf ein Staubgefäß heruntergehen, was ich aber nicht beobachtet habe.

Gelegentlich dieser Differenz, welche meine Untersuchungen gegenüber Bentham und Hooker ergeben haben, möchte ich auch darauf hinweisen, daß das Ovar von Cypselea Turp. keineswegs einfächerig ist, wie diese Autoren angeben, sondern daß es regulär eine durchlaufende Scheidewand aufweist. Dies ist deswegen von einer gewissen Bedeutung, weil sowohl

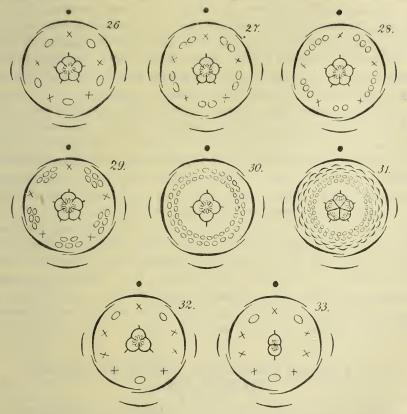


Fig. 26—30. Diagramme der Gattung Aixoon L.: Fig. 26. Aixoon hispanieum L.
Fig. 27. Aixoon hispanieum L. Fig. 28. Aixoon hispanieum L. Fig. 29. Aixoon panieulatum L.
Fig. 30. Aixoon xygophylloides F. Muell.
Fig. 31. Mesembrianthemum aureum L.
Fig. 32. Mollugo verticillata L.
Fig. 33. Cypselea humifusa Turp.

von Bentham und Hooker, wie von Pax zwei Griffel auf diesem Ovar angegeben werden und daraus mit Sicherheit auf das Vorhandensein von 2 Karpellblättern geschlossen werden kann. Es ist nämlich bisher noch keine Centrospermenblüte bekannt geworden, bei welcher nicht jedes Karpell-

¹⁾ BENTHAM et HOOKER l. c. p. 856.

²⁾ Pax l. c. p. 42.

blatt eine karinale Narbe trüge und umgekehrt jeder Narbe nicht ein Karpellblatt entspräche. Wo immer wir bei den Aizoaceen nur eine Narbe sehen (Tetragonia galenioides Fenzl, Tetragonia psiloptera Fenzl, Adenogramma Reichb., Trianthema monogyna L.), liegt eben auch nur ein einzelnes Karpellblatt vor. Würde* bei Cypselea Turp. mit ihren 2 Narben die Scheidewand im Ovar fehlen, so könnte sie unmöglich bei den Aizoaceen verbleiben; die Konstatierung dieser Scheidewand hat deswegen ein gewisses Interesse.

Durch die Auffindung einer neuen Spezies der bisher monotypen Gattung Cypselea Mexiana K. Müller 1) werden meine Untersuchungen über die sehr kleine Cypselea humifusa Turp. vollkommen sichergestellt. Cypselea Mexiana K. Müller hat wesentlich größere Blüten als die bisher bekannte Cypselea humifusa Turp.; ihr Ovar wird aus 3 Karpellen gebildet. Es sind 3 Narben und 3 außerordentlich deutliche Scheidewände vorhanden.

Ich kann daher Pax²), welcher von der Gattung Cypselea Turp. sagt, daß sie in der Familie ganz isoliert dastehe, wobei er sich hauptsächlich auf das Fehlen der Scheidewand des Ovars stützt, nicht zustimmen. Die Verwandtschaft der amerikanischen Cypselea Turp. mit der altweltlichen Gattung Trianthema Sauv. ist eine außerordentlich enge, und auch mit Sesuvium L. wird Cypselea Turp. durch eine große Menge wichtiger Merkmale verknüpft. Insbesondere die Ausbildung des Blattgrundes in mehr oder minder deutlichen Stipularorganen, sowie die Gestaltung von Ovula und Kapsel, über welche Punkte ich weiter unten noch zu sprechen haben werde, zeigen, daß die drei Gattungen Cypselea Turp., Trianthema Sauv. und Sesuvium L. sich ganz außerordentlich nahe stehen. Als einziges Merkmal generischer Natur bleibt für Cypselea Turp. die Reduktion im Andröceum bestehen, welche in so starker Weise wie hier bei Trianthema Sauv. und Sesuvium L. nicht vorkommt.

II. Pollen und Ovularstruktur, Insertion der Ovula und Funikularausbidung.

Bevor ich mich, nach Beendigung der Darstellung der Diagramme, zu einer kurzen Besprechung der äußeren morphologischen Verhältnisse der

⁴⁾ Cypselea Mexiana K. Müller n. sp.; perennis, humifusa, caulibus decumbentibus et ex nodis hinc inde radicigeris late repens, florifera vix ultra 0,40 m alta, ut videtur caespitosa, glaberrima. Folia radicalia nulla; caulina bene opposita, basi stipulis subhyalinis apice auriculatim incisis permanifestis aucta; petiolis brevibus sed manifestis; laminis ellipticis vel oblongis, basi in petiolos breviter contractis, apice optime rotundatis, aveniis. Flores singuli, nutantes, pedicellis crassiusculis usque ad 3 mm longis, semper conspicuis stipitati, 3—5 mm metientes, ex sicco viriduli. Tepala 5, libera, late pallido-marginata, sublingulata, apice rotundata. Stamina 3. Carpella 3. Capsula pyxidata. — Paraguay auf Salzboden bei L'Assomption (Balansa n. 2663).

²⁾ Pax l. c. p. 42.

Aizoaceen wende, seien zunächst die Pollen- und Ovularmerkmale, welche die Blüten dieser Familie darbieten, noch besprochen.

Der Pollen der Aizoaceen 1) zeigt insofern eine außerordentliche Gleichartigkeit, als ausnahmslos Furchenpollen vorhanden sind. In den häufigsten Fällen finden sich 3 Furchen, die von einem Pol zum anderen gehen, so vor allem in der Limeum-Gruppe, bei Mesembrianthemum Dill., Tetragonia L., Mollugo L., Coelanthum E. Mey, Aizoon L., Galenia L. und Orygia Forsk.

Bei anderen Formen der Familie aber treffen sich die Furchen nicht an den Polen, so daß bei ungünstiger Lage der Pollenkörner leicht der Eindruck hervorgerufen wird, daß hier Pollen mit 3 verhältnismäßig großen Poren vorhanden sind (s. *Pharnaceum* L. und *Hypertelis* E. Mey).

Durch Aufhellung mit Chloralhydrat und dadurch, daß man die Pollenkörner durch Absaugen der Flüssigkeit unter dem Deckglas in Rollen bringt, zeigt sich aber, daß in allen den benannten Fällen ebenfalls Dreifurchenpollen vorliegen. Auch bei *Maearthuria* Hueg. erreichen die hier sehr breiten Furchen die Pole nicht. Sie führen eine größere Anzahl kleiner, den Durchtritt der Pollenschläuche vorbereitender Perforationen. Der Unterschied, ob die Furchen der Pollenkörner die Pole erreichen oder nicht, führt bei den Aizoaceen zu keiner irgendwie natürlichen Einteilung.

Von sehr bedeutender systematischer Wichtigkeit sind dagegen die Ovularverhältnisse bei den Aizoaceen.

Dies ist allerdings nicht in der Weise zu verstehen, daß auf die Zahl der Ovula so großes Gewicht gelegt werden kann, wie dies Rohrbach 2) und Moquin 3) tun.

Mult-Ovulat, d. h. mit mehreren Ovulis im Karpellfach versehen, sind durchgängig die Gattungen Aizoon L., Sesuvium L., Cypselea Turp., Mesembrianthemum Dill., Gunnia F. Müll., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey., Coelanthum E. Mey., Mollugo L., Glinus L. und Orygia Forsk.

Ein Ovulum pro Karpell ist absolute Regel bei: Acrosanthes Eckl. et Zeyh., Galenia L., Plinthus Fenzl, Polpoda Prest., Adenogramma Reichb., Psammotropha Eckl. et Zeyh., Gisekia L., Limeum L. und Tetragonia L.

Bei *Macarthuria australis* Hueg. sind die Karpelle regelmäßig mehrovulat, während bei *Macarthuria apetala* Harv. ebenso regelmäßig sich nur 1 Ovulum in jedem Karpellfach vorfindet.

So kann ich diesem Merkmal der Verschiedenheit in der Anzahl der Ovula in jedem Karpellfach nicht die ihm von Rohrbach und Moquin zugesprochene Wichtigkeit beimessen; denn wenn sich auch die untersuchten

¹⁾ Vergl. auch Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Pollens (4890) p. 35.

²⁾ ROHRBACH l. c. fasc. 56.

³⁾ Moquin-Tandon l. c. p. 19-24, 26-28.

Spezies der Gattung Macarthuria Hueg. nicht nur bezüglich der Ovularzahl ihrer Karpelle, sondern auch (vgl. oben), was die Ausgestaltung ihrer Blüten mit Blumenblättern betrifft, auffällig verschieden verhalten, so kann doch kein Zweifel bestehen, daß sie demselben Genus angehören. Und wollte man selbst in den angezeigten Unterschieden generische Differenzen sehen, so können diese Formen doch niemals verschiedenen Familien zugewiesen werden. Dementsprechend zeigt schon Macarthuria Hueg., daß es absolut unmöglich ist, das Merkmal der Ovulazahl pro Karpellfach als Differenzcharakter zwischen Phytolaccaceen und Aizoaceen zu verwenden.

Noch klarer zeigt dies das Verhalten der Gattung *Tetragonia* L. Daß dieser Formenkreis mit den Phytolaccaceen absolut nichts zu tun hat, obgleich auch die Arten dieser Gattung durchgängig nur ein Ovulum pro Karpellfach aufweisen, liegt so klar auf der Hand, daß bisher noch niemand versucht hat, auch *Tetragonia* L. den Phytolaccaceen zuzuweisen. Die Verwandtschaft dieser Gattung mit den Aizoaceen kann, wenn auch nach meinen Untersuchungen die Differenzen insbesondere gegenüber *Mesembrianthemum* Dill. sehr viel größer sind, als sie bisher angenommen wurden, von niemand bezweifelt werden.

Ferner ist es bisher noch von niemand versucht worden, die Gattungen *Plinthus* Fenzl und *Galenia* L. von den Aizoaceen zu trennen, obgleich auch hier stets nur 4 Ovulum pro Karpellfach vorhanden ist.

Wenn es auf diese Weise auch nicht gelingt, die Zahl der Ovula pro Karpellfach zum ausschlaggebenden Familienmerkmal der Phytolaccaceen einerseits, der Aizoaceen andererseits zu machen, so gibt dieser Charakter doch — wie unten gezeigt werden wird — gewisse Fingerzeige, um zusammen mit anderen Merkmalen mehrere Unterfamilien der Aizoaceen zu definieren.

Zu dieser engeren Einteilung bieten auch andere Ovularmerkmale beachtenswerte Grundlagen.

Das Ovulum der Aizoaceen ist zwar nicht bezüglich der gröbsten Merkmale verschieden, denn es stellt ganz allgemein ein mit zwei Integumenten versehenes kampylotropes oder von der Kampylotropie zur Anatropie übergehendes Gebilde dar, wohl aber ist Anheftungsweise des Funikulus, Ausbildung desselben und dementsprechend Richtung der Mikropyle viel variabler, als man bisher angenommen hatte.

Was die Anheftung der Ovula betrifft, so kommt sie dem einfachsten, zweifellos ursprünglichsten Typus, der Gattung Adenogramma Reichb. sehr nahe, wie dies schon von Walter 1) genau und zutreffend beschrieben wurde. Das Ovulum entspringt aus dem Grunde des in Einzahl vorhandenen Karpells. Diese Insertion ist so sehr diejenige, wie sie uns bei den Phytolaccaceen begegnet, daß an einer Verwandtschaft von Adenogramma mit den Phyto-

¹⁾ WALTER l. c. p. 49.

laccaceen nahestehenden Formen nicht gut gezweifelt werden kann. Different ist allein die Ausbildung des Blütenstandes, und in diesem Merkmal, das ich mit Walter als das für die Definition der Familie ausschlaggebende betrachte, sehe ich den Grund, Adenogramma Reichb. den Aizoaceen zuzuweisen.

Immerhin muß Adenogramma Reichb. im System stets als besonders wichtiger Formenkreis hervorgehoben werden, und die Akten über diese Gattung scheinen mir noch keineswegs geschlossen.

Wie bezüglich der Ovularinsertion von Adenogramma Reichb. auf die Phytolaccaceen als Analogie bzw. als phylogenetisch verwandten Formenkreis hingewiesen werden mußte, so müssen auch die übrigen Aizoaceen, bei welchen basilare Anheftung des oder der Ovula vorhanden ist, als den Phytolaccaceen näherstehend betrachtet werden, wie die übrigen Aizoaceen.

Hier sei zunächst auf Gisekia L. hingewiesen, eine Gattung, die sich auch durch ihre in der Blüte fast vollständige, im Fruchtzustande absolute Apokarpie auszeichnet. Die Karpellverhältnisse sind hier völlig die gleichen, wie sie von Walter 1) am ausführlichsten bei Phytolacca Tourn. beschrieben wurden. Echte Apokarpie, d. h. von Anfang völlig getrennte Karpelle in typischer Ausbildung kommt ja auch bei den Phytolaccaceen micht vor: die Karpelle sind in den jungen Blütenstadien stets seitlich wenigstens ein kurzes Stück verwachsen und erst bei der weiteren Ausbildung der Frucht rücken sowohl bei Phytolacca Tourn. wie besonders bei Anisomeria Don und Ercilla Juss. die Karpelle soweit auseinander, daß sie sich vollständig trennen. Bei Gisekia pharnaceoides L. sind die Verhältnisse durchaus übereinstimmend. Die hier stets in Fünfzahl vorhandenen Karpelle hängen mit den Innenfugen während der Blütezeit fest zusammen und unterscheiden sich dadurch aufs deutlichste von wirklicher Apokarpie. Bei der Fruchtreife dagegen rücken sie infolge nachträglicher Dehnung des Blütenbodens auseinander, und die 5 Früchtchen werden vollständig frei von einander.

In diese Karpelle tritt nun aus der Basis je ein an kurzem, sehr dickem Funikulus hängendes, fast anatropes Ovulum mit äußerer, unterer Mikropyle, genau ebenso, wie dies bei *Phytolacca* Tourn. der Fall ist.

Hier wird, wie unten genauer auszuführen sein wird, die morphologische Merkwürdigkeit des Ovularbaues in ihrer Bedeutung durch ein anatomisches Merkmal der Pflanze bekräftigt. Unter allen ihren näheren Verwandten ist, von Mesembrianthemum Dill. abgesehen, nur Gisekia L. durch den Besitz von Raphiden oxalsauren Kalkes ausgezeichnet und erinnert dadurch sehr an die Phytolaccoideae. Ich würde auf dieses Merkmal bzw. auf seine Kombination mit dem fast apokarpen Gynöceum ein ausschlaggebendes Gewicht legen, wenn nicht auch bei Mesembrianthemum Dill.

⁴⁾ WALTER l. c. p. B. 46.

wie seit langem bekannt¹), Raphiden von Kalkoxalat in Blatt und Stengel vorhanden wären. Die Ovula von Mesembrianthemum Dill. sind aber völlig verschieden von denjenigen der Phytolaccaceen, während die von Gisekia L. mit denen der genannten Familie übereinstimmen und unter den mehrkarpelligen Aizoaceen die ursprünglichste Bildung aufweisen.

Gleich wie bei Gisekia L. sind die Ovula basal gestellt und zeigen eine äußere, untere Mikropyle bei Limeum L. und Semonvillea J. Gay. Auch die Einzahl der Ovula pro Karpellfach ist in gleicher Weise vorhanden.

Die oben angemerkten Merkmale scheinen mir so wichtig, daß ich Gisekia L. als Typ einer besonderen Unterfamilie der Aizoaceen betrachte; ohne allen Zweifel aber schließen sich die eine Gruppe bildenden und unter einander sehr nahe verwandten Gattungen Limeum L. und Semonvillea J. Gay eng an Gisekia L. an.

Dabei zeichnen sich, wie unten noch auszuführen sein wird, die drei Gattungen Gisekia L., Limeum L. und Semonvillea J. Gay auch noch durch das Fehlen der Nebenblätter aus, während bei den von Walter²) gleichfalls zur Limeum-Gruppe gezogenen Gattungen Adenogramma Reichb., Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh. diese Organe vorhanden sind.

Über Adenogramma Reichb. habe ich oben gehandelt und werde bei Gelegenheit der Besprechung der Funikularausbildung noch einmal darauf zurückzukommen haben. Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh. dagegen müssen hier nun weiter besprochen werden.

Wie bereits Walter 3) richtig ausführt, ist auch hier pro Karpellfach 1 Ovulum vorhanden, und zwar ist dies ausgesprochen kampylotrop, und sein Funikulus entspringt dem Innenwinkel der Mitte der Scheidewände.

Dies möchte noch nicht als allzu großer Unterschied gegenüber Limeum L., Semonvillea J. Gay und Gisekia L. angesehen werden, da ja Anwachsungen der Funikuli insbesondere an Mittelsäulen des Ovars bei den Centrospermen außerordentlich häufig sind und insbesondere, da wir solche Anwachsungen auch bei Aizoaceen als selbstverständlich annehmen müssen, wenn wir die übrigen Gattungen dieser Familie mit der Limeum-Gruppe in Verbindung bringen wollen. Aber bei Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh. ist, wie Walter 4) bereits angibt, die Richtung der Mikropyle der Ovula eine völlig verschiedene, in der Weise, daß sie nach oben sieht.

Bezüglich der Definition dieser Mikropylarrichtung, welche Walter als obere und innere bezeichnet, möchte ich die Meinung aussprechen, daß sie besser als obere und äußere zu definieren ist, da das Merkmal der inneren

¹⁾ Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen (1899) p. 469, 470. HAGEN l. c. p. 9.

²⁾ WALTER l. c. p. 42-49.

³⁾ WALTER l. c. p. 44, Fig. 83, 86.

⁴⁾ WALTER l. c. p. 49.

Mikropyle, innerhalb des Funikulus zu liegen, bei den Gattungen *Polpoda* Presl und *Psammotropha* Eckl. et Zeyh. nicht zutrifft.

Unter allen Umständen geht aus diesen Erörterungen hervor, daß Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh. von den übrigen Formen der Limeum-Gruppe wesentlich verschieden sind, und dies wird auch durch das Vorhandensein der Nebenblätter bekräftigt.

Über deren Anwesenheit bei *Polpoda* Presl ist niemals ein Zweifel gewesen, bei *Psammotropha* Eckl. et Zeyh. dagegen geben Bentham und Hooker¹) an: »Stipulae 0, vel parvae« und zeigen dadurch ihre Unsicherheit. Tatsächlich sind bei *Psammotropha* Eckl. et Zeyh. kleine, dünnhäutige, zerschlitzte, bei mehreren Spezies rasch hinfällige Nebenblätter vorhanden. Dies Merkmal zusammen mit der Ovularstruktur unterscheidet *Polpoda* Presl und *Psammotropha* Eckl. et Zeyh. wesentlich von *Gisekia* L. und *Adenogramma* Reichb.

Damit haben wir, abgesehen von den noch zu behandelnden Gattungen Tetragonia L., Galenia L. und Plinthus Fenzl, die Formen erledigt, bei denen 4 Ovulum pro Karpellfach vorkommt, und die ich als Limeum-Gruppe im weiteren Sinne des Wortes bezeichnen möchte.

Es ist nun bemerkenswert, daß auch die Orygieae (Macarthuria Hueg. und Orygia Forsk.) durch Vermittlung der Macarthuria apetala Harv., von welcher bereits oben gesagt wurde, daß bei ihr gleichfalls nur ein Ovulum in jedem Karpellfach ausgebildet ist, sich durch basale Insertion der Ovula an die Limeum-Gruppe anschließen, von den übrigen Aizoaceen sich aber fundamental unterscheiden.

Bei Macarthuria apetala Harv. finden wir genau wie bei der Limeum-Gruppe aus der Basis des Karpellfaches im Innenwinkel an der Scheidewand ein beinahe vollständig anatropes Ovulum mit 2 Integumenten und äußerer, unterer Mikropyle angeheftet; bei Macarthuria australis Hueg. sind es deren mehrere, aber völlig gleichgestaltete wie bei Macarthuria apetala Harv.

Auch bei *Orygia* sitzen die hier stets in Vielzahl vorhandenen Ovula an der Basis der Scheidewand im Innenwinkel; auch sie haben äußere und untere Mikropyle.

Einen Unterschied zwischen Macarthuria Hueg. und Orygia Forsk. scheint nur der Arillus zu bilden, welcher bei ersterer Gattung bei der Fruchtreife stark entwickelt als ungefähr becherförmiges Gebilde mit unregelmäßigem Rand ausgebildet unter dem Samen sitzt. Aber der Unterschied ist doch nicht so bedeutend, denn auch bei Orygia Forks. findet sich an der Chalaza eine nach innen und oben gehende Verdickung, welche ich nicht anders als rudimentären Arillus ansprechen kann. So vermittelt die Ovularausbildung von Orygia Forsk. zwischen Macarthuria Hueg. und

⁴⁾ BENTHAM et Hooker l. c. p. 858.

den übrigen Aizoaceen; auch die von Pol zu Pol durchlaufenden Furchen des Pollenkorns von *Orygia* Forsk. gleichen denen der übrigen Formen der Familie.

An die bisher behandelten Formen müßte sich *Cypselea* Turp. anschließen, wenn die Notiž Вентнам und Hookers¹): »Funiculi placentae basilari inserti« richtig wäre.

In Wirklichkeit aber sind die Ovula dieser Gattung dem Innenwinkel der ganzen Scheidewand inseriert. So muß ich diese Angabe Benthams ebenso bestreiten wie die, daß das Ovar dort einfächerig sei. Aus der letzten falschen Beobachtung ergibt sich natürlich auch für Bentham die falsche Angabe über die Placentation der Ovula.

Die nächste Gruppe, die nun zur Behandlung kommen soll, wird von den Gattungen Sesuvium L., Trianthema Sauv. und Cypselea Turp. gebildet. Bei ihnen sitzen die stets in Mehrzahl vorhandenen Ovula längs der Innenwand der Karpellfächer. Über die hier vorhandenen Verhältnisse darf man nicht die häufigste Art Trianthema decandra L. zu Rate ziehen, sondern muß die etwas seltenere, aber viel typischere Trianthema monogyna L. untersuchen. Bei Trianthema decandra L. könnte es wirklich erscheinen, als ob tatsächlich die in jedem Fruchtknoten hier meist in Zweizahl vorhandenen Ovula, wie dies Pax2) angibt, nur am Grund der Fächer der Placenta aufsitzen. Hier handelt es sich um eine Reduktionserscheinung, denn bei der viel typischer ausgebildeten Trianthema monogyna L., bezüglich welcher ich auf die außerordentlich genauen Aufnahmen Payers³) verweise, sehen wir, daß hier längs der Sutur des einzigen Karpells von oben nach unten absteigend eine lange Placenta ausgebildet wird, welche zweireihig eine größere Anzahl von Ovula hervorbringt. Hier kann gar kein Zweifel darüber bestehen, daß die Insertion der Ovula nicht basilär ist. Auch die höchst charakteristische basipetale Anlage und Ausbildung dieser Organe beweist, daß es sich nicht um basiläre Placentation in irgend welcher Verschiebung handeln kann. Bei Trianthema decandra L. kommen mit der Ausbildung des Fruchtknotens zur Kapsel höchst sonderbare Strekkungserscheinungen zur Geltung, welche bewirken, daß in der fertigen Frucht in jedem Fruchtknotenfach nur ein Same unten, der andere ganz oben sitzt. Wir müssen bedenken, daß bei Trianthema Sauv. zur Bildung des Deckels der Frucht, welcher hier ebenso wie bei Cypselea Turp. und Sesuvium L. vorhanden ist, eine bei diesen Gattungen nicht vorkommende nachträgliche Ausbildung einer unvollkommenen horizontalen Scheidewand im Ovar eintritt. Durch diese Scheidewand wird die Frucht in über einander gelegene meist ungleiche Abschnitte zerlegt. Durch ein wesentlich interkalares Wachstum des Ovars wird das auffällige Auseinanderrücken der Ovula bewirkt.

⁴⁾ BENTHAM et HOOKER l. c. p. 856.

²⁾ Pax l. c. p. 41.

³⁾ PAYER l. c. Atlas pl. 76.

Diese selbst stehen auf dickem, kurzem Funikulus, sind kampylotrop und richten ihre Mikropyle stets nach unten und außen.

Höchst beachtenswert ist, daß anch hier, wie bereits Payer!) beobachtet hat, ein schon lange vor der Befruchtung vorhandener, das ausgebildete Ovnlum fast vollkommen umschließender zweiteiliger und glattrandiger Arillus die Spitze des Funikulus krönt.

Es ist nun hervorzuheben, daß ich diesen Arillus, und zwar in sonderbarer Ausbildung, auch bei Sesuvium L. und Cypselea Turp. aufgefunden habe. Bei Trianthema Sauv. sieht man, wenn man das Ovulum mit Chloralhydrat aufgehellt unter dem Mikroskop betrachtet, daß hier eine ziemlich starke mehrschichtige Gewebemasse von der Chalaza aus an der Rückenlinie der Samenanlage sich erhebt. Die Ränder dieses Gebildes sind sehr schwer zu sehen, und nur mit größter Aufmerksamkeit gelingt es, über dem dunkler gefärbten Ovulum sie zu erkennen. Sie verlaufen genau so, wie sie Payer gezeichnet hat. Das Gleichlaufen ihres Randes mit dem Ventralrand des Ovulums und seinen Zellenzügen trägt sehr dazu bei, das Gebild fast unsichtbar zu machen. Nur in der Gegend der Chalaza ist es mit Leichtigkeit zu sehen.

Von dieser Beobachtung ausgehend, habe ich auch Ovula zunächst von Sesuvium pentandrum Ell. untersucht und hier gleichfalls von der Chalaza ausgehend und an dieser Stelle am deutlichsten, im übrigen aber sehr schwer zu sehen, einen einzellschichtigen, den ganzen Samen umhüllenden Arillus aufgefunden. Nach den Bildern, wie sie reife Samen ergeben, scheint dieser Arillus mit der Samenschale seiner ganzen Ausdehnung nach verwachsen zu sein: die scheinbare Epidermis der Testa gehört nicht dem äußeren Integument, sondern genetisch dem Arillus an.

Noch schwieriger sind diese Verhältnisse bei Cypselea humifusa Turp. zu sehen. Hier kann ich nicht mit Sicherheit behaupten, einen den Samen umhüllenden Arillus gesehen zu haben. Am jungen Ovulum dagegen, insbesondere auch an unbefruchtet gebliebenen Ovulis, habe ich deutlich eine manchmal abgehobene einzellschichtige Haut außerhalb des äußeren Integuments gesehen, die ich gemäß den Bildern, welche sich an der Chalaza ergaben, ohne jedes Bedenken als Arillus anspreche. Es wäre nicht unmöglich, daß dieser Arillus bei der Samenreife aufgelöst wird. Hierfür könnten sehr kleine stachelartige Hervorragungen sprechen, die sich rings auf der Epidermis der ganz jungen Samen deutlich erheben, mit der Samenreife aber vollkommen verschwinden.

So sind es höchst wichtige Merkmale, welche die 3 Gattungen Sesuvium L., Trianthema Sauv. und Cypselea Turp. mit einander verbinden. Dazu kommt noch, daß bei diesen 3 Gattungen allgemein Nebenblätter, und zwar solche von reduzierter, aber sehr typischer Form vorhanden

⁴⁾ PAYER l. c. Atlas pl. 76, Fig. 12, 45, 24, 22, 23.

Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern, Nr. 97.

sind. Wir haben es hier, das kann keinem Zweifel unterliegen, mit einem enggeschlossenen natürlichen Verwandtschaftskreise zu tun.

Ob sich an diese Gattungen Mesembrianthemum Dill. anschließt, erscheint mir sehr zweifelhaft. Vor allem spricht dagegen die gleich noch zu erwähnende Ausbildung der Funikuli, sowie der Besitz von Raphiden, beides Eigenschaften, welche von dieser Gattung schon längst bekannt sind.

Die Placentation der Ovula aber, welche wir bisher als Einteilungsprinzip verfolgt haben, weist Mesembrianthemum Dill. in die Nähe der Gattungen mit basalen bzw. dem ganzen Innenwinkel der Fruchtknotenfächer angehefteten Ovulis.

Es ist bekannt 1), daß ursprüngliche Verhältnisse, d. h. solche, welche uns die Placenten, die hier stets unendlich viele Ovula tragen, längs der ganzen Innenwand der Karpellfächer zeigen, nur bei relativ wenigen Formen von Mesembrianthemum Dill. erhalten bleiben. Als solche erwähne ich Mes. cordifolium L., M. crystallinum L., M. splendens L. u. a. Bei den anderen Arten dagegen erfolgt, wie von Paver 2) zuerst entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen und von Eichler 3), entgegen den anderweitigen Anschauungen Hagens4), mit Sicherheit bewiesen wurde, ein Wachstum der peripherialen Teile des Blütenbodens, welches zu nachträglicher Verschiebung der Placenten scheinbar auf die Mittellinien der Karpelle führt. Daß bei einer Anzahl von Spezies dann auch noch placentare, falsche Scheidewandbildung im Ovar eintritt, ist des weiteren bekannt⁵).

Obgleich also bezüglich der Placentation der Ovula von Mesembrianthemum Dill. im Grunde die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie sie bei Sesuvium L., Trianthema Sauv. und Cypselea Turp. vorhanden waren, so spricht doch, abgesehen von der Anatomie, insbesondere das vollkommene Fehlen aller Nebenblattgebilde bei Mesembrianthemum Dill. dagegen, diese Gattung mit den vorgenannten in nächste genetische Beziehung zu bringen. Dagegen ist ein anderes Merkmal, welches - wie gezeigt werden wird innerhalb des Formenkreises der Aizoaceen gleichfalls eine große Bedeutung besitzt, allen vier Gattungen gemeinsam, nämlich die Gegenständigkeit der Blätter.

Bezüglich der Gattungen Trianthema Sauv., Cypselea Turp. und Sesuvium L. kann in dieser Beziehung kein Zweifel obwalten. Dagegen ist es bekannt, daß bei Mesembrianthemum Dill. neben typisch gegenständigen Blättern auch scheinbar wechselständige vorkommen 6). Man wird aber bei allen denjenigen Spezies, welche wechselständige Blätter aufweisen, bei ge-

¹⁾ Pax l. c. p. 37.

²⁾ PAYER l. c. Texte p. 358, 359, 360 Atlas pl. 80.

³⁾ Eichler l. c. p. 123.

⁴⁾ HAGEN l. c. p.

⁵⁾ Eichler l. c. p. 422, Fig. 45 B p. 423.

⁶⁾ BENTHAM et HOOKER l. c. p. 854. - PAX l. c. p. 45.

81

nauer Betrachtung zu der Überzeugung kommen, daß nur Torsionen und andere nachträgliche Verschiebungen zu einer Verwischung der Gegenständigkeit der Blätter dieser Arten führen. Abgesehen von der Betrachtung des fertigen Zustandes, welcher in Kanten und Leisten auf dem Stamm noch häufig diese Verhältnisse sehr klar erkennen läßt, hat mich vor allem die Beobachtung zu diesem Resultat geführt, daß an den Vegetationsspitzen die Blätter streng vierzeilig, also in dekussierten Paaren, angelegt werden.

Während bei so vielen und wohlbekannten Verschiebungen 1) ursprünglicher Blattstellungen (ich erinnere nur an das Zweizeiligwerden der ursprünglich dekussierten Blätter seitenständiger Zweige von Lonicera L., Diervillea Tourn. usw., sowie an die aus spiraliger Blattstellung entstandene Zweizeiligkeit ebensolcher Zweige, z. B. bei Fagus [Tourn] L. und Ulmus [Tourn] Linn.) es sich wesentlich um Herbeiführung möglichst flacher Ausbreitung der assimilierenden Flächen und eine möglichst starke Ausnutzung des Lichtes handelt, scheinen mir die Verschiebungen der dekussierten Blattanlagen bei Mesembrianthemum Dill., die gleichfalls häufig zu Zweizeiligkeit führen, im Gegensatz dazu auf eine Meridianstellung der Blätter, dementsprechend auf Licht- und Verdunstungsschutz hinzuzielen. Da diese Fragen mein hier zu behandelndes Gebiet aber nicht direkt angehen, so habe ich sie nicht weiter verfolgt und möchte nur darauf hingewiesen haben, daß auch die bei Mesembrianthemum Dill. vorhandenen Verschiebungen der Blätter biologischen Ursachen ihre Begründung verdanken dürften.

Weiter unten wird auszuführen sein, daß Mesembrianthemum Dill. durch die außerordentlich langen Funikuli der Ovula sich an die Gattungen Glinus L., Aixoon L., Plinthus Fenzl und Galenia L. anschließt. Ich halte dies Merkmal für ein außerordentlich wesentliches und möchte dementsprechend die Art der Ovularanheftung nicht als grundlegendes Einteilungsprinzip für die Aizoaceen hier einführen. Dagegen ist es mir zweifellos, daß die basiläre bzw. über den ganzen Innenwinkel der Karpellfächer gehende Anheftung der Ovula auf eine größere Ursprünglichkeit deutet, als Anheftung an der Spitze. Bei den Phytolaccaceen, den niederen Caryophylaceen, den Chenopodiaceen und Amarantaceen usf. ist basiläre Stellung Regel.

Von der Spitze der Ovarscheidewand, bzw. vom oberen Innenwinkel der Karpellfächer, hängen die Ovula bei den übrigen noch behandelten und von mir untersuchten Gattungen herab.

Nach der Morphologie der Ovula werden wir mit Leichtigkeit hier drei Gruppen abteilen können, welche jeweils Gattungen engster, natürlicher Verwandtschaft enthalten, nämlich zunächst *Mollugo* L., *Pharnaceum* L., *Hypertelis* E. Mey. und *Coelanthum* E. Mey. mit unendlich vielen Ovulis im Fach, verhältnismäßig kurzen Funikulis und durchgängig mit Nebenblättern.

¹⁾ Goebet, Organographie der Pflanzen, Teil I. p. 82, 83.

Die nächste Gruppe wird von den Gattungen Glinus L., Galenia L., Plinthus Fenzl und Aizoon L. gebildet; hier ist die Ovularzahl in der Weise schwankend, daß bei Galenia L. und Plinthus Fenzl auf jedes Karpellfach nur ein Ovulum kommt. Bei dieser Gruppe fehlen die Nebenblätter; ihr charakteristisches Merkmal besteht in den ganz außerordentlich langen, schwanenhalsartigen, gekrümmten Funikuli, welche an Länge die Ovula übertreffen und völlig ebenso gestaltet sind, wie wir dies von Mesembrianthemum Dill. her kennen.

In dem Merkmal dieser Funikularausbildung sehe ich eines der wichtigsten für die Einteilung der Aizoaceen. Zugleich ermöglicht es, jedenfalls bezüglich der Gruppe der Aizoeae natürlich verwandte Gattungen zusammenzubringen und sie von entfernter stehenden Gruppen scharf zu unterscheiden; denn bei allen übrigen Aizoaceen, außer bei Mesembrianthemum Dill. und bei Adenogramma Reichb., ist von einer ähnlichen Ausbildung der Funikuli zu langen, fadenförmigen Organen nicht die Rede.

Mesembrianthemum Dill. kann trotz der hier vorhandenen Raphiden, welche ja auch ein sehr wesentliches anatomisches Merkmal darstellen, nirgends anders angeschlossen werden, als an die Aixoeae. Die nahe Verwandtschaft dieser Gruppe mit Mesembrianthemum war der Grund, weswegen die späteren Autoren, insbesondere Pax¹), den Anregungen Ballons²), aus Mesembrianthemum Dill. und Tetragonia L. eine besondere Familie zu bilden, die Aixoeae dagegen anderweit unterzubringen, nicht gefolgt sind. Dies trägt zweifellos den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen durchaus Rechnung. Das wesentlichste gemeinsame Merkmal aber, welches die Aixoeae mit den Mesembrianthemeae verbindet, stellt eben der fadenförmige verlängerte Funikulus dar; dementsprechend muß dieser in systematischer Bedeutung gebührend gewürdigt werden.

Es ist durchaus unmöglich, in diesem langen Funikulus irgend eine spezielle Anpassung zu sehen. Als solche könnte höchstens in Frage kommen, daß die Ovula sich gleichmäßig in der Kapsel verteilen und dementsprechend sich gegenseitig nicht durch Druck beschädigen. Man könnte dementsprechend, wenn man eine besondere Anpassungsfunktion des langen Funikulus suchen wollte, diese als zweckentsprechende Ausbildung nur in Fruchtknoten mit vielen Ovulis pro Karpellfach (Mesembrianthemum Dill., Aixoon L. und Glinus L.) ansprechen, Da aber auch die unovulaten Gattungen Plinthus Fenzl und Galenia L. das gleiche Merkmal in höchst typischer Weise aufzeigen, kann ein derartiger Erklärungsversuch nicht als statthaft angesehen werden. So bleibt als Verbindung zwischen den multovulaten und einovulaten Formen mit langgestrecktem Funikulus nur ihre phylogenetische Verwandtschaft, wobei es mir wahrscheinlich erscheint, daß die

⁴⁾ Pax l. c. p. 38.

²⁾ BAILLON l. c. p. 46-53.

einovulaten Gattungen (*Plinthus* Fenzl und *Galenia* L.) von den mehrovulaten (*Mesembrianthemum* Dill., *Aixoon* L. und *Glinus* L.) abzuleiten sind.

Die Richtung der Mikropyle ist bei den beiden ehen behandelten Gruppen der Mollugineae (Mollugo L., Pharnoceum L., Hypertelis E. Mey. und Coclanthum E. Mey.) und den Mesembrianthemeae (Mesembrianthemum Dill., Aixoon L., Glinus L., Plinthus Fenzl und Galenia L.) relativ schwer zu bestimmen. Bei den Formen mit langem Funikulus ist über sie überhaupt nichts auszusagen, da je nach den Druckverhältnissen in der dichtgedrängten Ovularschicht die Mikropyle durchaus unregelmäßig liegt. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Mollugo L., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey. und Coelanthum E. Mey. Obgleich hier die Funikuli kürzer sind, ist doch in Anbetracht der dichten Stellung der Ovula eine Regel für die Richtung der Mikropyle schwer auszumachen. Im allgemeinen scheint sie mir nach oben zu stehen. Bei Galenia L. und Plinthus Fenzl ist, weil nur 1 Ovulum im Karpellfach vorhanden ist, die Mikropyle eine innere obere.

Schließlich ist noch die Gattung Tetragonia L. zu erwähnen. Sie steht im System viel isolierter, als man dies bisher allgemein annahm. Insbesondere ist gar keine Rede davon, daß Tetragonia L. unmittelbar mit Mesembrianthemum Dill. zusammengestellt werden kann, wie dies allgemein¹) geschieht: wechselständige Blätter, einovulate Karpelle, jeweils mit einem an kurzem Funikulus hängendem Ovulum mit innerer und oberer Mikropyle (die Eichlersche²) Angabe, daß das Ovulum apotrop sei, ist falsch, vgl. auch Paver)³), endlich das Fehlen der Raphiden von Kalkoxalat sind Merkmale, die Tetragonia L. einen von Mesembrianthemum Dill. weit entfernten Platz im System der Aizoaceen anweisen. Aber auch mit allen anderen Aizoaceen, abgesehen vielleicht von Plinthus Fenzl und Galenia L., hat Tetragonia L. so gut wie nichts zu tun, und nur gezwungen könnte diese Gattung an die Aixoeae angelehnt werden. Daher sah ich mich veranlaßt, für sie die eigene Unterfamilie der Tetragonieae aufzustellen.

Die Höcker am Rezeptakulum der Tetragonia-Blüten⁴), welche in der Reife vielfach dornig erhärten, bei manchen Arten sich zu der Fruchtverbreitung dienenden Flügeln umwandeln, können nur als Emergenzen gedeutet werden. Dies geht einmal daraus hervor, daß das Diagramm von Tetragonia L. nicht nur von dem aller übrigen Aizoaceen, sondern auch vom allgemeinen Typus der Centrospermendiagramme wesentlich abweichen würde, wenn man versuchen wollte, diese Höcker als metamorphosierte Kelchblätter zu deuten. Ganz besonders weise ich aber auch auf die

⁴⁾ Pax l. c. p. 44; Bentham et Hooker l. c. p. 852, 853.

²⁾ Eichler l. c. p. 420.

³⁾ PAYER l. c. Atlas Pl. 77, Fig. 46, 48.

⁴⁾ Eichler l. c. p. 121.

bereits von Eichler betonte außerordentlich wechselnde Zahl, sowie die wechselnde Stellung dieser Gebilde hin, welche ohne alle Zweifel dartut, daß wir es hier nicht mit Blütenphyllomen, sondern mit emergenzartigen Gebilden zu tun haben.

III. Äufsere Morphologie.

Bereits im vorhergehenden Abschnitte wurde an verschiedenen Stellen auf die Morphologie der vegetativen Teile der Aizoaceen eingegangen. Ich habe nicht die Absicht, hier diejenigen Ausbildungen zu besprechen, welche spezieller Anpassung zuzurechnen sind, sondern habe nur solche morphologischen Verhältnisse darzustellen, die für Abgrenzung und Unterabteilung der Familie von Bedeutung sind.

Aus meinen Untersuchungen oben (S. 80-81) geht hervor, daß die Blattstellung innerhalb der Familie wechselnd ist. Im großen ganzen kann man sagen, daß durch die Blattstellung, wie oben bereits geschehen ist, die aus anderen Gründen erfolgte Abtrennung gewisser Gruppen unterstützt wird. So habe ich darauf hingewiesen, daß bei Trianthema Sauv., Sesuvium L. und Cypselea Turp, die Blätter gegenständig sind, ebenso wie dies bei Mesembrianthemum Dill. der Fall ist. Die Orygieae (Orygia Forsk. und Macarthuria Hueg.) haben wechselständige Blätter, die Mollugininae (Mollugo L., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey., Coelanthum E. Mey.) ebenfalls, wenn auch hier häufig die Verhältnisse dadurch kompliziert sind, daß Zusammendrängung der Blattorgane zu Scheinquirlen auftritt. Auch bei Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh., sowie bei Limeum L. und Semonvillea J. Gay sind die Blätter wechselständig, bei Gisekia L. dagegen gegenständig. Schon durch dieses Merkmal unterscheidet sich die letztgenannte Gattung von der Limeum-Gruppe, mit der sie für gewöhnlich vereint wird. Bei Glinus L. und Tetragonia L. liegen gleichfalls wechselständige Blätter vor.

Nehmen wir zur Ausbildung der wechselständigen Blätter, wie sie auch sämtlichen echten Phytolaccaceen zukommt, die Ausbildung der Nebenblätter, so werden uns diese Merkmale in ihrer Gesamtheit weiterhelfen, um phylogenetisch niedrigstehende Gattungen herauszufinden.

Nebenblätter sind in der Familie der Aizoaceen relativ selten und charakterisieren, wie oben bereits angedeutet, wenn sie vorhanden sind, stets enger geschlossene Verwandtschaftskeise. Sie können zunächst nicht übersehen werden bei den Mollugininae (Mollugo L., Pharnaceum L, Hypertelis E. Mey. und Coelanthum E. Mey.); weiter sind sie bei Adenogramma Reichb. vorhanden, wenn auch nur als fadenförmige und außerordentlich rasch vergängliche Gebilde. Bei Polpoda Presl und Psammotropha Eckl. et Zeyh., die, wie wir oben gesehen haben, ebenfalls sehr nahe zusammengehören, sind trockenhäutige, zerschlitzte Nebenblätter vor-

Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern. Nr. 97.

handen, die bei *Polpoda* Presl nicht übersehen werden können, bei *Psam-motropha* Eckl. et Zeyh. dagegen nur an jungen Blättern sichtbar sind und rasch verschwinden.

Endlich kommen bei sämtlichen Gattungen der Sesuviinae: Sesuvium L., Trianthema Sauv. und Cypselea Turp. Nebenblätter vor, wenn man über ihre Deutung bei vielen Spezies sich auch nur durch vergleichende Untersuchungen Klarheit verschaffen kann.

Bei sämtlichen Arten dieser letztgenannten Gattungsgruppe handelt es sich um sogenannte »Stipulae adnatae«. Sie säumen als breiterer oder schmalerer, meist trockenhäutiger, weißer Rand den unteren Teil des Blattgrundes und sind bei *Cypselea* Turp. von allen Autoren angegeben. Bei *Trianthema* Sauv. sollen zwar die Nebenblätter fehlen, aber die Blattstiele sollen um den Stengel herum mit einer nebenblattförmigen Haut verwachsen sein 1). Das gleiche wird auch von mehreren Arten der Gattung *Sesuvium* L. angegeben 2).

Untersucht man *Trianthema crystallina* Vahl genauer, so sieht man, daß hier genau ebenso wie bei *Cypselea* Turp. häutige Nebenblätter hoch am Blattstiel hinauf angewachsen sind und sich in ihrer Spitze mit einem eingeschnittenen Winkel deutlich vom Blattstiel absetzen. Abgesehen von der Dünnhäutigkeit dieser Gebilde sind es genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie z. B. von *Rosa* Tourn. genügend kennen.

Gehen wir von diesem absolut klaren Befund aus und konstatieren wir, daß bei sämtlichen Arten von *Trianthema* ein häutiger Saum den unteren Teil des Blattstieles bis hoch hinauf berandet, so kann, obgleich bei den übrigen *Trianthema*-Arten dieser Saum an der Spitze nicht besonders abgesetzt ist, doch kein Zweifel herrschen, daß auch hier die gleichen Verhältnisse vorliegen, wie bei *Trianthema crystallina* Vahl. So ist es keine »membrana stipulaeformis«, wie Bentham und Hooker³) wollen, die die Basen der oppositen Blätter um die Stengel herum verbindet, sondern es sind die Spuren echter, wenn auch reduzierter Nebenblätter.

Von Trianthema Sauv. zu Sesuvium L. weitergehend, kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß auch hier z. B. bei Sesuvium pentandrum Ell., S. Portulacastrum L., S. digynum Welw. der hyaline Saum der Blattscheide nicht anders gedeutet werden kann. Wenn auch bei einzelnen Arten, z. B. bei S. Edmonstonei Hook., ein solcher Saum nicht vorhanden ist, so bin ich doch nicht zweifelhaft, daß hier Reduktionsverhältnisse die theoretisch zu ergänzenden Nebenblätter zum Wegfall gebracht haben.

Vergleichen wir Blattstellung und Nebenblattverhältnisse der Aizoaceen mit den oben bei der Besprechung der Blütenmerkmale gewonnenen Resul-

⁴⁾ BENTHAM et HOOKER l. c. p. 856; PAX l. c. p. 42.

²⁾ BENTHAM et HOOKER I. c. p. 856.

³⁾ BENTHAM et HOOKER l. c. p. 856.

taten, so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Orygieae mit ihren wechselständigen nebenblattlosen Blättern einen phylogenetisch tiefstehenden und den Phytolaccaceen, insbesondere den Stegnospermoideae 1) unter denselben, nahestehenden Typus bilden. Ich weise hier darauf hin, daß in dem System des scharfsichtigen Baillon 2) Orygia Forsk. direkt neben Stegnosperma Benth. steht.

Weiter sind nach Blüten- und Blattmerkmalen niedrigstehend die Gattungen *Limeum* L. und *Semonvillea* J. Gay, während bezüglich der übrigen Formenkreise der Aizoaceen die Blattmerkmale, was die phylogenetische Würdigung betrifft, nichts genaueres zu sagen vermögen.

Über die Blütenstände der Aizoaceen ist allgemein bekannt, daß sie begrenzt sind. Dieses Merkmal ist das einzige, welches gegenüber den mit stets unbegrenzten Inflorescenzen versehenen Phytolaccaceen eine scharfe Trennung erlaubt. Wo Einzelblüten vorhanden sind, ist es (z. B. bei Tetragonia L.) entweder leicht, reduzierte Blüten in den Achseln der Vorblätter, wenigstens in einzelnen Fällen aufzufinden und dadurch die dichasiale Natur dieses Blütenstandes zu erweisen, oder aber (z. B. bei Mesembrianthemum Dill.) ergibt der Vergleich mit verwandten Formen unzweideutig, daß wir in solchen Einzelblüten nur verarmte Dichasialinflorescenzen zu sehen haben. Bei Cypselea Turp. beschließen die Blüten die Achsen, welche sich aus ihren großen, stets laubblattartig ausgebildeten Vorblättern weiter dichasial verzweigen. So kommt hier ein Habitus zustande, der sich am besten mit dem von Portulaca oleracea L. vergleichen läßt.

In den höheren Auszweigungen der Blütenstände herrscht, wie bereits Wydler³) und Eichler⁴) hervorgehoben haben, Wickeltendenz mit Förderung aus β , mehrfach werden hier aber (z. B. bei Aixoon mossamedense Welw., Galenia crystallina Fenzl usw.) die an sich einfachen Verhältnisse durch Anwachsungen der Tragblätter an ihre Achselzweige, die unter Umständen hoch hinaufgehen können, verschleiert.

Bei Adenogramma Reichb. am schönsten, in anderen Fällen weniger deutlich, kommen auch Pleiochasien zur Entwicklung.

Über die Fruchtausbildung ist bekannt geworden, daß nur bei Sesuvium L., Trianthema Sauv. und Cypselea Turp. die Kapsel mit Deckel aufspringt. Im übrigen öffnen sich die Kapseln überall lokulicid. Die Angabe über das septicide Aufspringen von Gunnia F. Muell., die ich leider nicht untersuchen konnte, da mir kein Material zur Verfügung stand, bedarf dringend der Bestätigung.

Wo bei dem Samen ein Arillus vorhanden ist, wurde es oben an-

⁴⁾ WALTER l. c. p. 54, 52.

²⁾ Baillon l. c. p. 79.

³⁾ Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. — In Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik (4878) p. 334, 332.

⁴⁾ Eichler l. c. p. 120.

gegeben. Im übrigen eignet sich weder der bei sämtlichen Formen mehr oder weniger gekrümmte Embryo noch das von ihm umschlossene Endosperm dazu, einer systematischen Einteilung als Grundlage zu dienen. Wir haben es hier mit typischen Centrospermenverhältnissen zu tun.

IV. Anatomie.

Wie für die Ausführungen über die Morphologie der Aizoaceen, so kommen auch bezüglich der Anatomie für mich nur diejenigen Verhältnisse in Frage, welche für die Abgrenzung und Einteilung der Familie eine größere systematische Bedeutung besitzen. Ich muß es mir leider versagen, auf die so außerordentlich interessanten Anpassungen einzugehen, welche nicht nur bei vielen Mesembrianthemum-Arten, sondern auch bei anderen xerophyten Aizoaceen die Anpassungen speziell an trockenes Klima hervorgebracht haben.

Über die Achsenstruktur¹) der Aizoaceen ist bekannt und kann von mir bestätigt werden, daß allgemein einfache Tüpfelung des prosenchymatischen Grundgewebes, wie des Holzprosenchyms, sowie einfache Gefäßdurchbrechung vorhanden sind.

Dagegen haben meine Untersuchungen über das bei den Aizoaceen allgemein angegebene anomale Dickenwachstum des Stammes einige Resultate ergeben, welche von der Angabe früherer Autoren abweichen.

Von Interesse ist zunächst, daß ich für Limeum L. bei Limeum africanum L. und Lim. aethiopieum Burm. an alten Stengeln, die mir zur Betrachtung vorlagen, anomales Dickenwachstum gefunden habe, während diese Gattung nach Solereder?) und Walter3) normalen Stammbau aufweisen soll. Im übrigen kann ich die von Solereder und Walter gegebenen Beobachtungen bestätigen, daß bei Polpoda Presl, Adenogramma Reichb., Psammotropha Eckl. et Zeyh., Gisekia L. und Semonvillea J. Gay anomales Dickenwachstum des Stengels nicht vorliegt.

Die Schwierigkeiten der Erkennung dieser Verhältnisse wurden bereits von Solereder und Walter hervorgehoben. Bei allen einjährigen Stämmen ist selbstverständlich von anomalem Dickenwachstum nichts zu sehen, und Arten, welche nicht ausdauern, müssen dementsprechend als unbeweisend beiseite bleiben. Dies bezieht sich von den hier genannten Gattungen insbesondere auf Psammotropha Eckl. et Zeyh., Gisekia L., Adenogramma Reichb. und Semonvillea J. Gay, während bei Polpoda Presl dickere mehrjährige Stämme bei der Untersuchung ein anomales Dickenwachstum zeigten.

Da ich bei Limeum L. anomales Dickenwachstum gefunden habe, hege

⁴⁾ Solereder l. c. p. 468, 474, 472.

²⁾ Solereder l. c. p. 471.

³⁾ WALTER l. c. p. 55.

ich keinen Zweifel, daß solches auch bei der nächstverwandten Semonvillea J. Gay noch aufgefunden werden wird. Allerdings ist zwischen beiden Gattungen bezüglich der Markstrahlen eine Differenz im Holzbau vorhanden, allein die systematischen Yerbindungen der beiden Gattungen sind trotzdem so eng, daß an ihrer nächsten Verwandtschaft nicht gezweifelt werden kann.

Bei Psammotropha Eckl. et Zeyh., Adenogramma Reichb. und Gisekia L. dagegen ist es mir nach meinen ausgedehnten Untersuchungen höchst zweifelhaft, ob jemals hier ein anomales Dickenwachstum aufgefunden werden wird. Ich weise darauf hin, daß diese Gattungen, wie ich oben mehrfach gezeigt habe, auch in anderer Beziehung nicht wenig von den übrigen Aizoaceen abweichen, und daß auch bei den Phytolaccaceen Gruppen, insbesondere die Stegnospermoideae und Grystemoneae, vorhanden sind, denen das anomale Dickenwachstum durchaus fehlt 1). Daß die hier genannten Gattungen diesen Formenkreisen der Phytolaccaceen phylogenetisch nahe stehen, kann ja auch nach allem Gesagten nicht bezweifelt werden.

Einjährig sind ferner die allermeisten Formen der Gattungen *Mollugo* L., *Glinus* L., *Hypertelis* E. Mey., *Pharnaceum* L. und *Coclanthum* E. Mey. Von diesen ist das anomale Dickenwachstum bisher nur für *Mollugo* L., *Hypertelis* E. Mey. und *Coclanthum* E. Mey. noch nicht konstatiert. Bei *Glinus* L., wo ich es selbst nicht finden konnte, ist es von Solereder²) und Regnault³) konstatiert, bei *Orygia* Forsk. von Pax⁴) mit Vorbehalt.

Bei allen übrigen Gattungen habe ich das anomale Dickenwachstum ohne Ausnahme gefunden.

Wie von Solereder⁵) zusammenfassend dargestellt, kommen bei den Aizoaceen zwei verschiedene Typen des anomalen Dickenwachtums vor. Der *Mesembrianthemum*·Typus zeigt eine prosenchymatische Grundmasse, in welche zahlreiche Gefäßbündel in mehr oder weniger deutlich konzentrischen Kreisen eingebettet sind. Der *Tetragonia*-Typus besteht darin, daß auf dem Zweigquerschnitt mehr oder weniger vollkommene Ringe aus Xylem und Phloem abwechseln, daß also sekundäre Gefäßbündelringe vorhanden sind.

Da beide Typen darin übereinstimmen, daß außerhalb des sein Wachstum einstellenden primären Gefäßbündelzylinders in der Rinde neue Kambien entstehen, welche Xylem wie Phloem hervorbringen, so kann der Unterschied dieser beiden Typen in der Weise definiert werden, daß beim Mesembrianthemum-Typus diese Meristeme inselartig und durch Grundgewebe getrennt sich entwickeln, während sie bei dem Tetragonia-Typus in breiterer Ausdehnung geschlossene Ringe darstellen. Daß kein prinzi-

⁴⁾ WALTER l. c. p. 52, 57.

²⁾ Solereder l. c. p. 474.

³⁾ REGNAULT, Annal. d, sciences naturelles 4. sér. t. 44 p. 91 u. 401.

⁴⁾ Pax l. c. p. 35.

⁵⁾ Solereder I. c. p. 474.

pieller Unterschied zwischen diesen beiden Arten des anomalen Dickenwachstums vorhanden ist, geht schon daraus hervor, daß bereits Solereder 1) auf Übergänge zwischen ihnen aufmerksam macht.

Der Tetragonia-Typus kommt vor bei den Gattungen: Glinus L., Pharnaceum L., Orygia Forsk., Cypselea Turp., Aixoon L. und Limeum L.; der Mesembrianthemum-Typus dagegen außer bei Mesembrianthemum Dill. selbst noch bei Macarthuria Hueg., Trianthema Sauv. und Aerosanthes Eckl. et Zeyh. Beide Typen in Übergängen wurden bei Sesurium L. und Galenia L. aufgefunden.

Da Pharnaceum L. das charakteristische anomale Dickenwachstum des Tetragonia-Typus zeigt, so dürfte kein Zweifel darüber bestehen, daß auch bei Mollugo L., Hypertelis E. Mey. und Coelanthum E. Mey., den in jeder Beziehung nächstverwandten Gattungen, dieser Charakter aufgefunden werden kann, sobald es gelingt, mehrjährige Stämme zur Untersuchung zu bringen. Ich bezweifle daher nicht, daß, abgesehen von den obenbezeichneten phylogenetisch sehr niedrig stehenden Formen, anomales Dickenwachstum einen Familiencharakter der höheren, echten Aizoaceen darstellt.

Von Solereder²) wird ferner das Fehlen parenchymatischer Markstrahlen als durchgängiger Familiencharakter der Aizoaceen betrachtet.

Dieses Merkmal hat tatsächlich eine ganz außerordentliche systematische Bedeutung, um so mehr, als bei den Phytolaccaceen Markstrahlen regelmäßig vorhanden sind.

Man wird nicht bezweifeln können, daß das Fehlen der Markstrahlen mit dem anomalen Dickenwachstum zusammenhängt, denn Holzkörper, welche keine bedeutende Dicke zu erreichen bestimmt sind, werden im allgemeinen der Markstrahlen leichter entbehren können, als solche mit kontinuierlichem Wachstum.

Tatsächlich finden wir, daß von denjenigen Formen mit normalem Dickenwachstum, die oben angegeben sind, bei Gisekia L. und Semonvillea J. Gay einreihige Markstrahlen nachgewiesen werden können. Man muß bei diesen Untersuchungen sich an tangentiale Längsschnitte halten und eine größere Anzahl von Präparaten durchmustern, bevor man vollkommene Klarheit gewinnt. Dies ist um so mehr notwendig, als das Markstrahlenparenchym die gleichen Tüpfelungsverhältnisse aufweist wie die langgestreckten Holzelemente, soweit es mit diesen in Berührung steht. Da die Markstrahlen bei den genannten Gattungen einreihig sind, dementsprechend sich beiderseitig an langgestreckte Elemente anschließen, sich nicht in der Tüpfelung von diesen unterscheiden, so kann nur ihre im Tangentialschnitt unverkennbare Form zur Feststellung ihrer Anwesenheit herangezogen werden; im Querschnitt markieren sie sich kaum.

¹⁾ Solereder l. c. p. 471.

²⁾ Solereder l. c. p. 468.

Auch bei *Orygia* Forsk. sind die Markstrahlen schmal und schwer nachzuweisen; *Macarthuria* Hueg. dagegen hat sehr breite Markstrahlen, die auch auf dem Querschnitt auf den ersten Blick zu erkennen sind.

Allen anderen von mir untersuchten Aizoaceengattungen fehlen die Markstrahlen durchaus, auch bei *Limeum* L. konnte ich sie nicht finden, obgleich ich sie hier gemäß der nahen Verwandtschaft mit *Semonvillea* J. Gay vermutete.

Diese Inkongruenz zweifellos naheverwandter Formen läßt bezüglich des systematischen Wertes des Vorhandenseins oder Fehlens der Markstrahlen Zweifel aufkommen. Es ist dies sehr bedauerlich, da sonst im übrigen der Besitz von Markstrahlen hervorragend natürliche Gruppen innerhalb der Aizoaceen charakterisiert, nämlich einerseits den Typus der Gisekieae, andererseits den der Orygieae. Über beide haben wir oben festgestellt, daß sie auch den Blütenmerkmalen nach zu den Phytolaccaceen nahe Beziehungen besitzen.

Während die Holzstruktur bei unserer Familie eine ganze Anzahl von Merkmalen ergab, die systematische Bedeutung besitzen, sind die übrigen anatomischen Verhältnisse weniger geeignet, Licht in Verwandtschaft und Gruppenbildung der Aizoaceen zu bringen.

Der oxalsaure Kalk, allein in Drusenform, ist vorhanden bei den Orygieae (Macarthuria Hueg. und Orygia Forsk.), bei Sesuvium L. und Trianthema Sauv. unter den Sesuviinae, bei Plinthus Fenzl, Galenia L. und Aixoon L. unter den Aixoeae, sowie, was die einander fernerstehenden Gattungen betrifft, bei Acrosanthes Eckl. et Zeyh., Limeum L., Semonvillea J. Gay und Tetragonia L.

Einzelkristalle von oxalsaurem Kalk neben Drusen kommen vor bei Mollugo L., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey. und Glinus L. Nur Einzelkristalle, keine Drusen, wurden beobachtet bei Coelanthum E. Mey., Cypselea Turp., Polpoda Presl, Adenogramma Reichb. und Psammotropha Eckl. et Zeyh.

Fassen wir das Vorhandensein der Einzelkristalle überhaupt ins Auge, so würden dementsprechend die *Mollugininae* (*Mollugo* L., *Pharnaceum* L., *Hypertelis* E. Mey. und *Coelanthum* E. Mey) dadurch charakterisiert sein, daß diese Kristallgebilde überhaupt bei ihnen vorkommen.

Kristallsand wurde neben Drusen und Einzelkristallen bei *Hypertelis acida* (Hook) K. Müller gefunden; Raphiden kommen den Gattungen *Mesembrianthemum* Dill. und *Gisekia* L. zu.

Die Behaarung der Pflanzen zeigt bei den naheverwandten Gattungen Plinthus Fenzl, Galenia L. und Aizoon L. zweiarmige Haare; an ihren Typus schließen sich die bereits von Solereder 1) beschriebenen Sternhaare

⁴⁾ Solereder l. c. p. 470, 469, Fig. 94 C.

von Glinus L. an, die sich von zweiarmigen Haaren nur durch Ausbildung von mehreren Strahlen aus dem kurzen Basalteil unterscheiden.

Sehr bekannt sind die Papillenbildungen der Aizoaceen, hauptsächlich durch die Untersuchungen über Mesembrianthemum Dill. und Tetragonia L. geworden 1). Es sind dies Epidermiszellen, welche als Wasserspeicher dienen und manchmal zu Blasen von oft sehr großen Dimensionen heranwachsen. Solche Blasenzellen wurden mir bekannt von Trianthema Sauv., Aixoon L., Mesembrianthemum Dill. und Tetragonia L., ohne doch für sämtliche Spezies dieser Gattungen charakteristisch zu sein. Fügt man diesen Organen, wie morphologisch notwendig ist, besonders groß ausgebildete und als Wasserspeicher dienende Epidermiszellen ohne auffallendere Vorwölbung hinzu, so kommen solche Wasserzellen noch vor bei den Gattungen Mollugo L., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey., Macarthuria Hueg., Orygia Forsk., Sesuvium L., Cypselea Turp., Plinthus Fenzl, Galenia L., Acrosanthes Eckl. et Zeyh., Polpoda Presl und Adenogramma Reichb. Größere systematische Bedeutung hat dies Merkmal schon deshalb nicht, weil es sich allmählich in normale Ausbildung der Epidermiszellen durch Übergänge verliert und einen klaren Ausdruck der Anpassung an spezielle klimatische Verhältnisse darstellt.

Der Blattbau selbst ist bei allen Aizoaceen ohne Ausnahme durch das Vorhandensein eingestreuter, oder auch, wie dies insbesondere von Mesembrianthemum Dill. bekannt ist, charakteristische Gewebepartien bildender Wasserzellen bezeichnet. Die Lokalisation dieses Wassergewebes hängt gleichfalls von biologischen Verhältnissen, speziell von der Anordnung des Chlorophyllgewebes ab und bildet keine Merkmale für systematische Schlüsse, während es für die anatomische Systematik der Mesembrianthemum-Arten von großem Wert ist.

Ein Gleiches gilt von den Festigungselementen. Ein aus sklerenchymatischen langgezogenen Zellen gebildeter, allermeist geschlossener Festigungsring des Stengels wurde aufgefunden bei Mollugo L., Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey., Coelanthum E. Mey., Macarthuria Hueg., Orygia Forsk., Sesuvium L., Cypselea Turp., Galenia L., Polpoda Presl und Adenogramma Reichb. Dieser Festigungsring fehlt mit Sicherheit den Gattungen Trianthema Sauv., Mesembrianthemum Dill. und Tetragonia L.

Der Bau der Wurzeln konnte nur in ganz wenigen Fällen untersucht werden. Wo ältere Wurzeln in Herbarien vorhanden waren (Mollugo L., Aixoon L., Glinus L., Mesembrianthemum Dill.), war anomaler Wurzelbau vorhanden. Für Pharnaceum L., Hypertelis E. Mey., Adenogramma Reichb. und Psammotropha Eckl. et Zeyh., wo Solereder²) normales Dickenwachstum der Wurzeln gefunden hat, kann ich diese Angaben so weit

¹⁾ Vergl. die Zusammenstellung bei Solereder l. c. p. 469, Fig. 94 A, B.

²⁾ Solereder l. c. p. 472.

bestätigen, als mir Wurzeln von solcher Stärke vorlagen, die verläßliche Resultate ergeben konnten.

Über den Spaltöffnungstypus der Aizoaceen wurde bereits früher bekannt¹), daß hier keine bestimmten Charaktere von systematischer Bedeutung vorliegen. Ich kann mich diesen Betrachtungen nur anschließen.

B. Allgemeiner Teil.

Zusammenfassung der Resultate.

Fasse ich die Resultate vorstehender Ausführungen nochmals kurz zusammen, so hat sich ergeben, daß die Aizoaceen mit den übrigen Centrospermen das im Grundplan vierkreisige Diagramm gemeinsam haben. Im Normalfall verteilen sich diese Kreise so, daß 4 Perianth-, 2 Staminal- und 4 Gynöcealkreis vorhanden sind. Damit ist der Anschluß an die Phytolaccaceen, von welchen Eichler²) unsere Familie wesentlich durch dreikreisigen Blütenbau unterscheiden wollte, mit Sicherheit festgestellt.

Als Charaktere für niedrige phylogenetische Entwicklung innerhalb der Aizoaceen hatte ich zunächst basale Stellung der Ovula, wie sie sowohl den Phytolaccaceen³), wie den niedrigen Caryophyllaceen⁴), als auch bekanntlich den Amarantaceen⁵) und Chenopodiaceen⁶) eigen ist, aufzuweisen. Auch bezüglich der Portulacaceen hat die Arbeit von Franz⁷) ergeben, daß diese Ovularstellung die primäre ist.

Mit dieser basilären Ovularstellung ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Einzahl der Ovula pro Karpellfach verbunden, ein Merkmal, welches andere Autoren⁸) veranlaßt hat, die damit versehenen Formen den Phytolaccaceen zuzuweisen.

So ergänzen sich diese beiden Merkmale in zufriedenstellender Weise und zeigen, daß sie Kriterien für phylogenetische Unterabteilungen innerhalb der Familie der Aizoaceen darstellen.

Als derartig niedrigstehende, mit den Phytolaccaceen nächst verwandte Formenkreise können wir die *Gisekieae*, charakterisiert durch ihre apokarpen Früchte, welche sich durch dieses Merkmal an die Phytolaccaceen anschließen, sowie die *Limeeae*, welchen bei einovulatem Karpell mit basaler Insertion der Ovula der Arillus fehlt, und über deren Einbeziehung zu den Phytolaccaceen Walter noch in seiner ersten Publikation zweifelhaft war, bezeichnen.

¹⁾ Solereder l. c. p. 468.

²⁾ EICHLER 1. c. p. 124.

³⁾ WALTER I. C. HEIMERL IN ENGLER U. PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. III. 4 b, p. 4.

⁴⁾ LÜDERS l. c., PAX l. c. p. 60.

⁵⁾ Schinz in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 1 a, p. 95.

⁶⁾ Volkens in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 4 a, p. 38.

⁷⁾ FRANZ I. c., PAX I. c. p. 60.

⁸⁾ Moquin-Tandon l. c. p. 19-24, 26-28.

Die Ovularrichtung gestattet, diese *Limeeae* noch weiter in *Limeinae* und *Adenogramminae* zu scheiden.

Im Innenwinkel der Karpellfächer in die Höhe gerückte oder direkt apikale Placentation unterscheidet die höheren, abgeleiteten Aizoaceen von den im vorstehenden charakterisierten niederen Unterfamilien.

Hier habe ich gefunden, daß zunächst das Merkmal der Funikularentwicklung zu natürlichen Gruppen führt: die Mesembrianthemeae, welche ich nach Insertion des Fruchtknotens und anderen Blütenmerkmalen in Mesembryantheminae und Aixoinae trenne, unterscheiden sich durch ihre fadenförmigen Funikuli ohne weiteres von den Mollugineae und Tetragonieae.

Bei diesen beiden letztgenannten Gruppen erlauben die stets kurzen Funikuli, die Zahl der Ovula pro Karpellfach, Richtung der Mikropyle, sowie Vorhandensein oder Fehlen der Nebenblätter leicht, die Mollugineae von den Tetragonieae zu unterscheiden.

Die Resultate meiner Arbeit bezüglich der Gliederung der Aizoaceen werden in der folgenden Tabelle kurz zusammengefaßt:

 Frucht apokarp; 4 Samenanlage pro Karpellfach, basal inseriert; Mikropyle nach unten und außen, Nebenblätter fehlend; Markstrahlen vorhanden, Raphiden vorhanden;

Gisekieae:

Gisekia L.

- II. Frucht synkarp.
 - A. Basale oder bei I Samenanlage pro Karpellfach manchmal mediane Insertion.
 - Arillus vorhanden; Blumenblätter durch Metamorphose des äußeren Staminalkreises vorhanden; Mikropyle nach außen und unten; Markstrahlen vorhanden; Nebenblätter fehlend; spiralige Blattstellung:

Orygieae:

Macarthuria Hueg.
Orugia Forsk.

2. Arillus fehlt; pro Karpellfach stets 4 Ovulum:

Limeeae.

a. Mikropyle nach unten und außen; Nebenblätter fehlend:

Limeinae.

a. Äußerer Staminalkreis in Reduktion oder Metamorphose tretend;
 Blätter wechselständig;

Limeum L.

Semonvillea Gay.

 $\beta.$ Innerer Staminalkreis abortiert; Blätter gegenständig:

Acrosanthes Eckl. et Zeyh.

b. Mikropyle nach oben; Nebenblätter vorhanden:

Adenogramminae.

- a. 1 Samenanlage, basal inseriert an langem Funikulus in 1 Karpellfach:

 Adenogramma Reichb.
- 3. Je 4 Samenanlage, median an sehr kurzem Funikulus in 2 Karpellfächern:

Polpoda Presl

Psammotropha Eckl. et Zeyh.

Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern, Nr. 97.

B. Apikale, oder nur bei co Samenanlage mediane bis basale Insertion derselben: 4. Funikuli fadenförmig: Mesembrianthemeae. a. Fruchtknoten unterständig; Blumenblätter vorhanden: Mesembriantheminae: Mesembrianthemum Dill. b. Fruchtknoten oberständig; Blumenblätter fehlen: Aizoinae: Aizoon L. Glinus L. Galenia L. Plinthus Fenzl. 2. Funikuli kurz: a. Samenanlagen pro Karpellfach mehrere; Mikropyle nach außen; Nebenblätter vorhanden: Mollugineae. a. Ohne Arillus; deutliche apikale Insertion der Samenanlage; Mikropyle nach oben; Kapsel septicid; Einzelkristalle vorhanden: Mollugininae: Mollugo L. Pharnaceum L. Hypertelis E. Mey. Coelanthum E. Mey. 3. Mit Arillus; mediane Insertion der Samenanlage; Mikropyle nach unten; Kapsel mit Deckel sich öffnend; Einzelkristalle fehlend: Sesuviinae: Sesuvium L. Trianthema Sauv. Cupselea Turp. b. Samenanlagen pro Karpellfach 4; Mikropyle nach innen und oben; Nebenblätter fehlend: Tetragonieae: Tetragonia L. Inhalt. Seite 54 56 56 57 62 67 4. Blüten ohne epitepalen Staubgefäßkreis....... 68 70 II. Pollen- und Ovularstruktur, Insertion der Ovula und Funikularausbildung. 84 III. Äußere Morphologie................. IV. Anatomie